Moll.
QL
434
.G84
1901

Ernst Mayr Library
Museum of Comparative Zoology
Harvard University

HARVARD UNIVERSITY

VE RI TAS

LIBRARY
OF THE
DEPARTMENT OF MOLLUSKS
IN THE
MUSEUM OF COMPARATIVE ZOOLOGY
*Gift of:*

Série A, N° 385.

N° d'ordre : 1055.

4865
5

# THÈSES

PRÉSENTÉES

## A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS-SCIENCES NATURELLES

PAR

**JULES GUIART**

Docteur en médecine,
Chef des travaux pratiques de parasitologie à la Faculté de médecine de Paris,
Secrétaire général de la Société Zoologique de France.

---

1re **THÈSE**. — Contribution a l'Étude des Gastéropodes Opisthobranches et en particulier des Céphalaspides.

2me **THÈSE**. — Propositions données par la Faculté.

*Soutenues le 2 Février 1901, devant la Commission d'Examen.*

MM. Y. Delage . . . . . *Président*

Munier-Chalmas . . . . . } *Examinateurs*
Matruchot . . . . . }

LILLE
LE BIGOT FRÈRES, IMPRIMEURS-ÉDITEURS
68, rue Nationale et 25, rue Nicolas-Leblanc

1901

Série A, N° 385.

N° d'ordre :
1055.

# THÈSES

PRÉSENTÉES

## A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS-SCIENCES NATURELLES

PAR

JULES GUIART

Docteur en médecine,
Chef des travaux pratiques de parasitologie à la Faculté de médecine de Paris,
Secrétaire général de la Société Zoologique de France.

---

1re THÈSE. — Contribution a l'Étude des Gastéropodes Opisthobranches et en particulier des Céphalaspides.

2me THÈSE. — Propositions données par la Faculté.

*Soutenues le 27 Février 1901, devant la Commission d'Examen.*

MM. Y. Delage . . . . . *Président*

Munier-Chalmas . . . . . } *Examinateurs*
Matruchot . . . . . }

LILLE
LE BIGOT FRÈRES, IMPRIMEURS-ÉDITEURS
68, rue Nationale et 25, rue Nicolas-Leblanc

1901

# FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

---

| | MM. | |
|---|---|---|
| *Doyen* . . . . . | Gaston DARBOUX, Prof^r. | Géométrie supérieure. |
| *Professeur honoraire* | L. TROOST. | |
| *Professeurs* . . . . | DE LACAZE-DUTHIERS. | Zoologie, Anatomie, Physiologie comparée. |
| | LIPPMANN . . . . . | Physique. |
| | HAUTEFEUILLE . . . . | Minéralogie. |
| | BOUTY . . . . . | Physique. |
| | APPELL . . . . . | Mécanique rationnelle. |
| | DUCLAUX . . . . . | Chimie biologique. |
| | BOUSSINESQ . . . . . | Physique mathématique et Calcul des probabilités. |
| | PICARD . . . . . | Analyse supérieure et Algèbre supérieure. |
| | H. POINCARÉ . . . . . | Astronomie mathématique et Mécanique céleste. |
| | Yves DELAGE. . . . . | Zoologie, Anatomie, Physiologie comparée. |
| | Gaston BONNIER . . . . | Botanique. |
| | DASTRE. . . . . | Physiologie. |
| | DITTE . . . . . | Chimie. |
| | MUNIER-CHALMAS . . . | Géologie. |
| | GIARD . . . . . | Zoologie, Évolution des êtres organisés. |
| | WOLF . . . . . | Astronomie physique. |
| | KŒNIGS. . . . . | Mécanique physique et expérimentale. |
| | VÉLAIN . . . . . | Géographie physique. |
| | GOURSAT . . . . . | Calcul différentiel et Calcul intégral. |
| | CHATIN . . . . . | Histologie. |
| | PELLAT . . . . . | Physique. |
| | HALLER. . . . . | Chimie organique. |
| | H. MOISSAN . . . . . | Chimie. |
| *Professeurs-adjoints* | PUISEUX. . . . . | Mécanique et Astronomie |
| | RIBAN. . . . . | Chimie analytique. |
| | RAFFY. . . . . | Analyse et Mécanique. |
| | LEDUC . . . . . | Physique. |
| | MATRUCHOT . . . . . | Botanique. |
| | HAUG . . . . . | Géologie. |
| | HADAMARD. . . . . | Calcul différentiel et calcul intégral. |
| | P. JANET. . . . . | Physique (Enseignement P. C. N.) |
| *Secrétaire*. . . . . | FOUSSEREAU. | |

A MON MAITRE

MONSIEUR LE DOCTEUR R. BLANCHARD

Membre de l'Académie de médecine,

Professeur à la Faculté de médecine,

Chevalier de la Légion d'honneur,

Secrétaire général honoraire de la Société Zoologique de France.

---

A MES COLLÈGUES

DE LA SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE DE FRANCE

# INTRODUCTION

L'idée première de ce travail m'est venue il y a un certain nombre d'années, alors que M. le professeur H. de Lacaze-Duthiers m'avait fait l'honneur de me confier, en qualité de préparateur, la direction du Laboratoire de Roscoff. C'est dans ce Laboratoire que, durant de longues années, je suis venu puiser le goût et l'amour de la science zoologique. Jamais je n'oublierai les heures délicieuses que j'y ai passées à étudier la faune si riche et si variée de la région, au milieu de bons camarades et de maîtres dévoués dont je suis fier d'avoir pu conquérir l'amitié.

C'est M. le professeur de Lacaze Duthiers qui m'a donné l'idée d'étudier les Tectibranches. Il m'avait conseillé l'étude morphologique et histologique de l'organe de Hancock, de manière à montrer par son innervation, c'est-à-dire par la loi des connexions ses homologies avec les organes sensoriels céphaliques des autres Gastéropodes. Malheureusement, quand on étudie un groupe aussi intéressant que celui des Tectibranches, il faut une force de volonté bien rare pour pouvoir se limiter à l'étude d'un organe sans chercher aussi à vouloir approfondir les autres. J'ai donc subi le sort commun. Je pus de la sorte enrichir mon bagage scientifique, mais au point de vue du but que je me proposais d'atteindre, je perdis un temps précieux et lorsque je trouvai le moment venu de publier mes résultats, je m'étais laissé devancer par le travail de Mazzarelli (1895) sur l'appareil olfactif des Bullidés. Je n'en continuai pas moins mes études sur les Tectibranches, quand je fus nommé sur ces entrefaites à la place de Chef des travaux pratiques de Parasitologie à la Faculté de médecine de Paris. Absorbé par des études nouvelles pour moi, je dus pour un certain temps abandonner les Mollusques.

Mais ce n'était pas sans regrets que je voyais de temps à autre publier les résultats que je possédais déjà depuis un certain temps dans mes cartons. Je me suis donc décidé, sur les conseils de mon maître et ami M. le professeur R. Blanchard, à reprendre mes

anciennes études, à contrôler les faits que j'avais observés autrefois et à les publier. C'est aussi sur ses conseils et sur sa recommandation que je suis allé étudier en Allemagne, où M. le professeur F. E. Schulze m'a ouvert libéralement les portes de l'Institut zoologique de Berlin. Je suis profondément touché de l'accueil cordial que j'y ai reçu et je lui suis très reconnaissant des matériaux provenant du Laboratoire de Naples, qui ont été mis à ma disposition. Mais j'adresse un hommage tout particulier de ma reconnaissance à M. le professeur L. Plate, près de qui j'ai appris tant de choses dans de journaliers entretiens empreints d'une si franche cordialité. Je le remercie surtout de m'avoir bien persuadé que les données fournies par le scalpel et par le microscope ne sont pas toujours les plus importantes en zoologie, mais qu'il ne faut jamais perdre de vue les mœurs des animaux que l'on étudie, car ce sont elles qui la plupart du temps vont entraîner les modifications morphologiques que l'on observe. J'essaierai du reste de mettre à profit ses bonnes leçons dans le cours de ce travail.

Mais quand je me décidai, il y a quelque temps, à publier le résultat de mes études sur les Tectibranches, une première difficulté se présentait à moi. Allais-je me borner à une simple monographie de l'espèce que j'avais le mieux étudiée, comme la Philine par exemple, ou bien allais-je donner une série de monographies des espèces principales en insistant particulièrement sur les points laissés dans l'obscurité par les auteurs qui s'étaient occupés de la question antérieurement, comme Vayssière. Je ne m'arrêtai pas longtemps à la première solution, parce que les types fondamentaux sont aujourd'hui connus depuis de longues années et que je crois, avec M. le professeur Delage, que la simple monographie a fait son temps. Mais la seconde solution me captiva davantage.

Toutefois, pour en pas m'exposer à des redites continuelles, je me décidai, au lieu de faire une série de monographies des principaux types, à donner la morphologie comparée de certains organes chez les différentes espèces de Tectibranches que j'avais eu l'occasion d'étudier. Cette méthode avait pour moi l'avantage de me permettre d'être plus concis, de mieux montrer les rapports de ces différentes espèces et d'arriver peut-être à jeter les bases de leur classification naturelle. En effet « la méthode comparative, a dit M. le professeur Ed. Van Beneden (1893), cherche à déterminer par l'analyse morphologique du plus grand nombre possible de formes d'un même groupe naturel, les rapports analogiques qui

existent entre ces formes, en vue d'arriver, par une appréciation plus exacte des ressemblances et des différences, à la détermination des liens phylogénétiques qui rattachent entre eux les divers représentants de ce groupe naturel. Elle vise à faire mieux connaître les variations d'un type, afin de déterminer les liens génétiques qui relient entre elles les formes diverses qui réalisent ce type. » Cette méthode a malheureusement l'inconvénient d'exiger des connaissances bibliographiques trop étendues et la possession parfaite de tout un groupe, ce qui devient une difficulté réelle lorsqu'il s'agit, comme l'a fait Pelseneer, de l'ensemble des Opisthobranches et ce qui m'a déjà suffisamment effrayé, bien que mon intention soit de me borner autant que possible à l'étude comparative des seuls Tectibranches. S'il m'arrive dans ce travail d'étudier certains types dans les groupes voisins, ce sera pour mieux montrer leurs rapports et leur filiation avec les Tectibranches qui font avant tout l'objet de ce mémoire.

Si nous ouvrons différents traités de Zoologie, nous voyons que l'on a coutume de diviser les Opisthobranches en Tectibranches, Ptéropodes et Nudibranches. Les Tectibranches se divisent à leur tour en Céphalaspides ou Bulléens, Anaspides ou Aplysiens et Notaspides ou Pleurobranchéens ; les Ptéropodes comprennent les Thécosomes et les Gymnosomes.

- Opistobranches
  - Tectibranches . .
    - Céphalaspides ou Bulléens.
    - Anaspides ou Aplysiens.
    - Notaspides ou Pleurobranchéens.
  - Ptéropodes. . . .
    - Thécosomes.
    - Gymnosomes.
  - Nudibranches.

Or, une telle classification n'est nullement d'accord avec la classification naturelle. Pour des raisons que j'exposerai à la fin de ce travail, je supprime les Pleurobranchéens de l'ordre des Tectibranches pour les rapprocher des Nudibranches. Quant aux Ptéropodes, de Blainville (1824) et Souleyet (1852) sont les premiers à avoir montré leurs affinités pour les Tectibranches. Puis vint Boas (1886) qui, le premier, formula l'opinion d'une origine séparée des Thécosomes et des Gymnosomes et montra que les premiers se rapprochent surtout des Bulléens. Mais

c'est à Pelseneer (1888) que revient le mérite d'avoir bien débrouillé ces affinités et d'avoir montré que les Thécosomes n'étaient que des Bulléens modifiés par la vie pélagique et les Gymnosomes des Aplysiens modifiés par le même genre de vie. Pelseneer supprime donc l'ordre des Ptéropodes pour faire rentrer les Thécosomes parmi les Bulléens et les Gymnosomes parmi les Aplysiens. Nous acceptons sa manière de voir.

La classification des Tectibranches se trouve donc singulièrement simplifiée et devient la suivante :

- Tectibranches
  - Céphalaspides
    - Bulléens.
    - Thécosomes.
  - Anaspides . .
    - Aplysiens.
    - Gymnosomes.

Comme je n'ai pas étudié les Ptéropodes d'une façon spéciale, je me contenterai d'étudier les Bulléens et les Aplysiens avec quelques incursions parmi les groupes voisins.

Après un historique détaillé du groupe des Céphalaspides et après avoir établi la synonymie des espèces que j'étudierai, je donnerai, dans une première partie, tous les détails que j'ai pu observer relativement aux mœurs et à la biologie de ces animaux.

La seconde partie comprendra l'anatomie comparée des Tectibranches. J'étudierai spécialement l'extérieur et la cavité palléale, le tube digestif, le système nerveux et les organes reproducteurs. A la fin de chaque chapitre j'étudierai, à propos de chaque organe, les rapports de parenté entre les principaux types.

La troisième partie sera consacrée au développement. Enfin, dans une quatrième et dernière partie, j'étudierai la phylogénie des Tectibranches et j'établirai un essai de classification naturelle.

Comme j'ai donné un résumé à la fin de chaque chapitre, j'ai cru inutile de condenser mes résultats à la fin de ce travail. J'ai préféré donner une table des matières détaillée pour que les personnes qui consulteront ce mémoire puissent trouver facilement les renseignements dont elles auront besoin.

Je tiens en terminant à renouveler mes remerciements à M. de Lacaze-Duthiers pour l'accueil que j'ai reçu autrefois dans ses

Laboratoires. Je serais mal venu d'oublier mon premier maître M. le professeur Pruvôt, qui a été pour moi un initiateur en Zoologie et dont je n'oublierai jamais les leçons consciencieuses et l'admirable dévouement. L'enseignement si savant et si clair de M. le professeur Y. Delage a vivement frappé autrefois mon imagination d'élève, et si j'ai cherché à fournir des dessins pouvant être compris de tout le monde, c'est à lui que je le dois. Certains d'entre eux pourront paraître schématiques ; ils sont cependant l'expression de la réalité et j'ai simplement laissé volontairement de côté tous les détails superflus qui, en les complétant inutilement, auraient pu les rendre obscurs.

Mon ancien maître, M. le professeur Boutan, a droit aussi à ma reconnaissance ; en de nombreuses circonstances il m'a témoigné une cordiale sympathie et j'espère qu'il voudra bien continuer à ne pas me tenir rigueur de ne pas professer les mêmes idées que lui en ce qui concerne la phylogénie des Opisthobranches.

Je renouvelle aussi mes remerciements à M. le professeur F. E. Schulze et à M. le professeur L. Plate, dont j'ai déjà cité plus haut le bienveillant accueil et les utiles conseils. Mais je tiens à adresser un hommage tout particulier à mon Maître, M. le professeur R. Blanchard, qui a de si nombreux titres à ma reconnaissance. Je voudrais pouvoir les rappeler tous ici, mais je craindrais de mettre sa modestie à une trop rude épreuve. Les sentiments les plus discrets sont souvent les plus sincères. Qu'il soit du reste bien persuadé que je ferai toujours mon possible pour conserver son estime et son amitié.

---

## CHAPITRE PREMIER

# HISTORIQUE

**Céphalaspides.** — La première espèce qui fut décrite dans ce sous-ordre est la *Philine aperta* que Fabius Columna fit connaître dès l'année 1616. Il décrivit sa coquille sous le nom de *concha natatilis minima exotica ;* il décrivit également le gésier, mais le prit pour un opercule.

En 1739 Giovanni Bianchi, plus connu sous le nom de Janus Plancus, représente de nouveau la Philine sous le nom d'*amande de mer*, d'abord assez mal (pl. V, fig. 9 et 10), puis d'une manière plus précise en y joignant le gésier (pl. XI, fig. E-I).

En 1757 Adanson, dans son histoire naturelle du Sénégal, décrit également sous le nom de *Sormet* une espèce très voisine de l'*aperta*. Il montre que cet animal ressemble beaucoup au *Bulla ampulla*, et il constitue avec l'un et l'autre son genre Gondole qu'il caractérise par l'absence de tentacules. C'est ce même caractère qui fut repris plus tard par O. F. Müller lorsqu'il créa son genre *Akera*.

C'est en 1767 que Linné, dans la douzième édition de son *Systema naturae*, montra la place de la Philine dans la systématique, en la faisant rentrer dans le genre *Bulla* qu'il venait de décrire et en la plaçant sous le nom de *Bulla aperta* à côté de *Bulla hydatis*. Ce fait est d'autant plus intéressant que Linné ne connaissait pas l'animal, mais simplement sa coquille. Dès cette époque il range aussi le *Scaphander* dans le même genre sous le nom de *Bulla lignaria*.

Ce n'est que quelques années plus tard que Ascanius fit de la Philine un genre à part sous le nom de *Phyline quadripartita*. C'est alors que dans le second volume de sa Zoologie du Danemarck (pl. LXXI, fig. 1-5) O. F. Müller crée pour la Philine le genre *Akera*. Puis ayant eu probablement entre les mains un exemplaire plus complet, il crée dans le troisième volume un nouveau genre

*Lobaria* qui s'applique évidemment à la même espèce. Il croit que le *Lobaria* avait avalé sa coquille et parle des plaques stomacales comme d'un organe inconnu. Toutefois son éditeur Abildgaard fait remarquer la ressemblance de l'animal avec l'Amande de mer de Plancus et les rapports de sa coquille avec celle du *Bulla hydatis*. Mais ces rapports ne frappèrent pas Gmelin qui dans la treizième édition du *Systema naturae* de Linné décrit *Bulla aperta* comme une espèce rare venant du Cap et considère aussi *Lobaria* comme un genre à part. Cependant, dès 1780, de Born se basant sur ce qu'avaient dit Adanson et Plancus avait fort bien compris que toutes les Bulles étaient à peu près semblables et il avait indiqué les subdivisions qu'il croyait devoir établir dans le genre *Bulla* de Linné. Ses idées furent reprises plus tard par Bruguière.

Nous devons dire maintenant quelques mots d'une des plus fortes erreurs qui aient été faites en histoire naturelle. En 1783, un Chevalier de Malte sicilien du nom de Gioeni proposa modestement d'établir, sous son propre nom, un genre nouveau et même une nouvelle famille de Mollusques testacés. Quelques années plus tard, un Zoologiste allemand nommé Retzius redécrivait ce genre *Gioenia* sous le nom de *Tricla*. Enfin Bruguière lui-même dans l'*Encyclopédie méthodique* décrit et figure ce même genre sous le nom de *Char*, et un naturaliste anglais Humphrey le redécrit sous le nom de *Gioenia*. Ce n'est qu'en l'année 1800 que Draparnaud en étudiant le gésier de *Bulla lignaria* montra son identité avec les prétendus genres *Gioenia* et *Tricla*. Or, Gioeni non content de décrire l'aspect extérieur et l'anatomie de son animal avait été jusqu'à raconter les différents moyens de le pêcher et de le conserver vivant et il avait fourni sur ses mœurs les détails les plus circonstanciés. Il y avait donc là une supercherie flagrante et l'histoire de la *Gioenia* doit servir d'avertissement aux naturalistes qui écrivent des traités généraux et leur apprendre à ne pas donner trop d'importance à certaines observations particulières pouvant concerner certains animaux, tant que l'on n'a pas acquis des notions positives sur l'organisation de ces derniers.

Dans la même année 1800 paraît une très importante note de Cuvier relative au *Bulla aperta* ; il fait connaître la position de sa coquille dans l'épaisseur du manteau et montre ses analogies avec l'Aplysie, fixant ainsi la place définitive des Bulles dans la classification.

L'année suivante Lamarck, se basant sur les observations de Cuvier, sépare alors le *Bulla aperta* des autres Bulles sous le nom

de *Bullea*, genre qu'il place avec l'Aplysie parmi les Mollusques céphalés nus dans la division des Limaciers. Quant au genre *Bulla* il le place parmi les Gastéropodes conchyfères entre les genres *Jantina* et *Bulimus*. Mais dans l'*Extrait de son cours* qu'il publia en 1812, il en retira les *Téthys* et les Limaces et substitua à la dénomination de Limaciens celle de Laplysiens ; il commit toutefois la faute d'y ajouter le genre Sigaret qui depuis a été placé parmi les Pectinibranches. Mais par contre il y place les Bulles à côté des Bullées, des Acères et des Aplysies.

L'année 1810 marque une date importante dans l'histoire des Tectibranches, car elle vit paraître le travail de Cuvier sur les Acères ou « Gastéropodes sans tentacules apparents ». Il divise les Acères en trois sous genres : les Bulles qui ont une coquille ample, solide et visible du dehors ; les Bullées dont la coquille est cachée dans l'épaisseur charnue du manteau ; enfin les Acères proprement dits qu'il croyait ne point posséder de coquille. Cuvier croyait avoir découvert ces derniers alors qu'ils avaient été déjà décrits par Renier qui, en 1804, en avait fait le genre *Aglaja* et par Meckel qui, en 1809, en avait fait le genre *Doridium*. Cuvier, dans ce travail, décrit l'aspect extérieur et les dispositions anatomiques des principaux genres parmi lesquels il étudie principalement le *Bullea aperta*, les *Bulla lignaria, ampulla* et *hydatis* et l'*Acera carnosa*. Les planches qu'il donne à la suite constituent un progrès considérable, malgré quelques inexactitudes. Il est toutefois regrettable que Cuvier ait cru devoir diviser ses Acères d'après un caractère aussi secondaire que la coquille. Il en est résulté en effet qu'il a dû supprimer le *Scaphander* du genre *Bullea* où l'avait placé Lamarck à côté de la Philine, pour le ranger au contraire dans le genre *Bulla* dont il est cependant très éloigné. Mais en 1819, dans la première édition de son *Histoire naturelle des animaux sans vertèbres*, Lamarck modifie son ancienne classification et établit sa famille des Bulles d'après ce qu'en avait dit Cuvier. Il accepte également l'ordre des Tectibranches que venait de créer Cuvier en y comprenant les Bulles, les Aplysies et les Pleurobranches.

L'année suivante, Schweygger accepte également cette classification, mais il crée la famille des Pomatobranches qui correspond aux Tectibranches de Cuvier, et il a le tort de faire rentrer tous les Acères de Cuvier dans le genre *Akera* de Müller, faisant ainsi disparaître d'un trait de plume les genres *Bullea* et *Bulla*.

En 1821, dans son article du *Dictionnaire des Sciences naturelles*

sur l'Hyale, DE BLAINVILLE montre que les Ptéropodes de CUVIER offrent de nombreux rapports avec les Céphalopodes. Il montre en particulier que la seule différence qu'on avait cru trouver dans l'organe de la locomotion, n'existe pas, et que les ailes ou nageoires ne sont rien autre chose que le pied des Mollusques Gastéropodes, disposé d'une manière presque semblable à ce qui a lieu dans les Bulles. Il les plaça donc parmi les Gastéropodes monoïques, auprès des Aplysiens et des Acères. On ne peut que regretter que sa classification n'ait pas été admise par les naturalistes qui suivirent.

Vers la même époque, Delle CHIAGE, dans son ouvrage sur l'histoire et l'anatomie des animaux sans vertèbres est le premier à faire d'une manière sérieuse, l'anatomie d'un animal qu'il décrit sous le nom de *Clio Amati*, animal qui avait été décrit auparavant par F. MARTENS, sous le nom de *Clio* et par PALLAS sous la dénomination de *Clione borealis*. Delle CHIAJE décrit assez exactement la forme générale du corps, sa coloration, sa pêche et les principales dispositions anatomiques, pour qu'il nous soit possible de l'identifier avec le genre *Gastropteron*. Il publie ensuite un mémoire sur l'Acère et rétablit le nom générique de *Doridium* que lui avait donné MECKEL, auquel il dédie l'espèce étudiée. Il en donne une bonne description extérieure, mais la description anatomique laisse beaucoup à désirer ; toutefois il constate la présence d'une coquille rudimentaire et place ce genre entre les Bulles et les Aplysies. Plus tard, il établit une nouvelle espèce, le *Doridium aplysiforme*, dont il donne les caractères extérieurs, mais en touchant à peine à la partie anatomique.

En 1825, LATREILLE divise les Tectibranches en Tentaculés et en Acères. Parmi ces derniers, il place à part le genre *Doridium* qu'il croit ne pas posséder de coquille. La même année, DE BLAINVILLE, dans son *Manuel de malacologie et de conchyliologie*, place la famille des Acères dans son troisième ordre des Paracéphalophores, après les Patelloïdes. Mais, outre les genres *Bulla*, *Bullea*, *Loboria et Gasteropteron*, il y fait rentrer d'autres types de Mollusques qui ne doivent point en faire partie, tels que *Bellerophus*, *Sormetus et Atlas*.

Dans le *Règne animal* de CUVIER, publié soit de son vivant (1830), soit après sa mort (1836), la famille des Acères est placée parmi les Tectibranches, mais le genre *Gastropteron* se trouve placé séparément à la suite.

Dans la deuxième édition de LAMARCK publiée en 1836, par H. MILNE-EDWARDS et DESHAYES, la famille des Acères comprend les Bullines, les Bulles, les Bullées, les Acères et le genre *Gaste-*

*ropteron*. Mais en 1840, dans sa *Malacologie méditerranéenne et littorale*, CANTRAINE n'admet plus que les seuls genres *Akera* ou *Doridium*, *Bulla* et *Gasteropteron*. Il commet de nombreuses erreurs dans la caractéristique de la famille, mais il relève toutefois l'erreur de Delle CHIAJE qui avait pris l'énorme bulbe pharyngien du *Doridium* pour l'estomac. Quant au genre *Bullea* il le fait rentrer dans le genre *Bulla*. Enfin en cette même année H. MILNE-EDWARDS, dans ses leçons de zoologie, maintient la division de CUVIER en Bulle, Bullée et Acère.

En 1844, PHILIPPI, dans son ouvrage sur les Mollusques de Sicile, parle de la famille des Bulléens, mais ne donne que quelques diagnoses génériques et spécifiques de chacun des types qu'il a pu se procurer (*Acera*, *Bullea*, *Bulla* et *Gastropteron*).

En 1850, W. CLARK publie un travail sur les Bullidés. Il s'étend surtout sur le *Bulla hydatis*, mais ne donne malheureusement pas de figures. On trouve aussi quelques considérations générales sur la famille et particulièrement sur *Bulla cylichna* (= *Bulla truncatula* PHILIPPI) et *Philine*.

En 1852, RANG et SOULEYET reprennent la classification de DE BLAINVILLE et rangent à son exemple les Ptéropodes parmi les Tectibranches, auprès des Aplysiens et surtout auprès des Bulléens.

Deux ans plus tard HANCOCK publie une note extrêmement intéressante sur les organes olfactifs des Bullidés. Nous aurons du reste à y revenir dans le cours de ce travail.

A la même époque SOULEYET, dans le tome second du *Voyage de la Bonite*, décrit l'anatomie générale du *Gastropteron* ; il insiste particulièrement sur le système nerveux, mais d'une manière encore incomplète et en donne même des figures inexactes.

En 1860 KROHN décrit la coquille et la larve de ce même *Gastropteron*, ce que personne n'avait fait avant lui.

En 1865 MEYER et MÖBIUS s'occupent des Bullidés dans leur faune de la baie de Kiel et donnent une monographie, très succincte, mais très consciencieuse, de *Philine aperta*, *Acera bullata* et *Cylichna truncata*, s'attachant surtout à bien décrire la coquille, la radula et les pièces stomacales.

En 1868, dans la seconde édition de son *Manuel des Mollusques*, WOODWARD divise les Tectibranches en cinq familles : Tornatellidés, Bullidés, Aplysiadés, Pleurobranchidés et Phyllidiadés. Il range parmi les Bullidés les genres *Bulla*, *Acera*, *Cylichna*, *Kleinella*, *Amphisphyra*, *Buccinulus*, *Aplustrum*, *Scaphander*, *Philine*, *Doridium*, *Gastropteron* et *Physema*. Quant aux Tornatellidés il montre qu'ils

sont très voisins du genre *Bulla* et que les genres *Tornatella* et *Tornatina*, actuellement vivants, présentent quelque ressemblance avec les Pyramidellidae. Nous rencontrons pour la première fois cette famille des Tornatellidés, mais le genre *Tornatella* qui lui a servi de type était cependant connu depuis longtemps. Mais Linné l'avait confondu avec le genre *Voluta* et Bruguière avec le genre *Bulimus*. Le genre *Tornatella* fut créé par Lamarck en 1812, mais il doit s'appeler aujourd'hui *Actæon*, dénomination qui lui avait été donnée deux années auparavant par Montfort.

En 1877 John Jeffreys, dans sa Conchyliologie britannique, place la famille des Bullidés en tête de son ordre des Pleurobranches. Après quelques généralités sur l'ensemble de cette famille il étudie les divers genres ayant des représentants dans la faune britannique ; mais il n'en fait pas l'anatomie et ne donne dans ses planches que la coquille et le faciès des animaux.

En cette même année parut l'important travail de Von Ihering sur les centres nerveux des Mollusques. Il est malheureusement regrettable que ce qui a trait au système nerveux des Bullidés soit le plus souvent inexact. Nous retiendrons ce seul fait, que se basant sur l'étude du système nerveux, l'auteur retranche des Bullidés, les genres *Gastropteron*, *Philine* et *Scaphander*, pour en former la famille des Philinidés, qu'il place immédiatement avant.

Nous arrivons maintenant à l'important mémoire consacré par Vayssière à l'anatomie des Bullidés. Ce travail, publié en 1880, marque une ère nouvelle dans l'histoire des Tectibranches. Il commence par une monographie très détaillée du genre *Gasteropteron*, où il rectifie les erreurs de ses devanciers. Il fait ensuite l'anatomie comparée des genres *Doridium*, *Philine*, *Scaphander* et *Bulla*, en faisant ressortir les analogies et les différences qui existent entre eux et le *Gasteropteron*. Ici encore il rectifie certaines inexactitudes, mais nous aurons nous-mêmes l'occasion d'en relever un certain nombre dans son travail, qui n'en reste pas moins fondamental pour l'étude qui nous occupe. Il a le tort de ne point accepter les divisions de Von Ihering et conserve la famille des Bullidés, telle que la comprenait Woodward, en la subdivisant seulement en deux sous-familles, comprenant, l'une le seul genre *Gasteropteron* et l'autre tous les autres types connus.

L'année suivante, Macdonald, dans un essai de classification naturelle des Gastéropodes, divise les Tectibranches en Tornatellidés, Bullidés, Aplysidés et Pleurobranchidés. Il essaye ensuite de sub-

diviser chacun de ces groupes d'après l'absence ou la présence d'une coquille et dans ce dernier cas d'après sa situation interne ou externe. Il en résulte une classification tout à fait arbitraire, des genres voisins se trouvant séparés ; de plus, l'auteur décrit le *Gasteropteron* comme n'ayant pas de coquille, faute impardonnable, puisque celle-ci avait été déjà décrite et figurée par Krohn et par Vayssière.

Par contre, cette même année 1881 est marquée par l'important travail de Spengel, sur l'organe olfactif et le système nerveux des Mollusques. Sous le nom d'organe olfactif, il décrit dans le voisinage de l'insertion antérieure de la branchie des Tectibranches, une fossette ciliée en rapport avec un ganglion innervé lui-même par un nerf provenant toujours du ganglion viscéral antérieur droit ou ganglion sus-intestinal. Il décrit cet organe chez *Aplysia*, *Doridium* et *Gastropteron*, et à propos de son innervation, décrit rapidement le système nerveux de ces différents genres. Cet organe qu'il n'a rencontré, ni chez les Pleurobranches, ni chez les Nudibranches, serait homologue à celui des Prosobranches, à l'organe de Lacaze des Pulmonés et aux fossettes ciliées des Ptéropodes. Il montre aussi que le système nerveux des Tectibranches est en effet identique à celui des Prosobranches et que les uns et les autres dériveraient d'une forme ancestrale commune. Il montre de plus qu'on observe chez les Opisthobranches une disparition complète de la moitié gauche du corps et une condensation des ganglions vers la région antérieure de l'animal.

Au commencement de 1883 Vayssière publie une monographie des genres *Pelta* et *Tylodina*. Il montre que *Pelta* est un Tectibranche et constitue pour lui la famille des Peltidés, intermédiaire entre les Bullidés et les Pleurobranchidés. Il possède en effet une houppe branchiale cachée sous le rebord du manteau, ce qui est un caractère de Pleurobranchidé; d'autre part on constate l'absence de tentacules dorsaux, la présence dans le gésier de plaques masticatrices puissantes et l'existence d'un pénis distinct situé en avant du corps, caractères qui appartiennent en propre au groupe des Bullidés. Ce sont ces derniers caractères qui ont décidé Vayssière à le sortir de la famille des Pleurobranchidés, où l'avait placé Woodward, pour en faire une famille à part très voisine de celle des Bullidés. Quant au genre *Tylodina* il le place avec *Umbrella* parmi les Pleurobranchidés.

La même année paraît le fascicule des Tectibranches du *Manuel de Conchyliologie* de P. Fischer. D'après l'existence ou l'absence

d'un disque céphalique ou d'un bouclier dorsal, il les divise en Céphalaspides, Anaspides et Notaspides. Les Céphalaspides correspondent aux deux premières familles de Woodward (Tornatellidae et Bullidae), les Anaspides à la troisième du même auteur (Aplysiadae) et les Notaspides à la quatrième (Pleurobranchiadae). Quant aux Phyllidiadae qui formaient la cinquième famille, Fischer les retire de l'ordre des Tectibranches pour les placer parmi les Nudibranches, sous la dénomination d'Inférobranches donnée par Cuvier en 1817. Il place en tête des Céphalaspides les Actéonidés qui possèdent un opercule, mais il a le tort de vouloir diviser les autres suivant la situation de la coquille à l'extérieur ou à l'intérieur du manteau et en arrive aussi à éloigner des espèces voisines. Cette classification est sans doute commode au point de vue systématique, mais elle a le grand inconvénient de n'être pas naturelle, l'auteur ne s'étant nullement occupé des dispositions anatomiques des différents genres. Il est regrettable que Fischer ait couvert cette classification de son autorité incontestable, car tous les auteurs ont cru pouvoir l'accepter sans discussion et c'est ainsi qu'elle a pu se perpétuer jusqu'à l'époque actuelle.

En 1884 Watson publie la liste des Opisthobranches dragués par le Challenger. Il sépare des Bullidés la famille des Tornatellidés dans laquelle il range les genres *Actæon*, *Aplustrum* et *Ringicula*.

L'année suivante Vayssière fait paraître le résultat de ses recherches zoologiques et anatomiques sur les Mollusques Tectibranches du Golfe de Marseille. Le travail de Vayssière offre un intérêt tout spécial parce que l'auteur ne se contente pas de baser ses déterminations spécifiques sur quelques caractères extérieurs de l'animal et de sa coquille; mais pour apporter plus de précision dans son travail, il appuie ses déterminations sur des caractères internes faciles à constater, tels que la structure des mâchoires, de la radula et des pièces stomacales. Il fait mieux encore, car il ne craint pas, à la suite des descriptions zoologiques, de placer certains détails anatomiques, insistant spécialement sur les espèces dont l'organisation n'avait point fait encore l'objet d'un travail anatomique spécial. Comme classification, l'auteur adopte les divisions établies par H. Milne-Edwards pour la classe des Gastéropodes et repousse énergiquement la classification de von Ihering. Pour le détail il admet les subdivisions établies par Fischer dans son Manuel de Conchyologie.

C'est à cette époque que parurent différents travaux de Boas et de Pelseneer, qui montrèrent les affinités des Ptéropodes avec les

Tectibranches et prouvèrent que la position systématique assignée aux Ptéropodes dans ce groupe par Spengel, était absolument exacte.

En 1886, Watson publie le volume relatif aux Gastéropodes rapportés par le Challenger. Mais c'est encore là une simple liste qui n'apporte rien de nouveau dans la question.

Puis vient le travail de Bütschli sur l'asymétrie des Gastéropodes, travail qui complète celui de Spengel en le rendant plus conforme à la marche naturelle des faits. Bütschli suppose aussi une forme ancestrale opisthobranche, d'où dériverait les Opisthobranches et les Prosobranches à la suite d'un mouvement de torsion du complexe palléal. Mais il considère aussi les Tectibranches comme étant des formes plus anciennes que les Prosobranches.

En cette même année 1888 paraît un travail d'une grande importance et qui certainement n'a pas reçu des zoologues l'accueil qu'il mérite. Je veux parler de la note présentée à l'Académie par de Lacaze-Duthiers pour exposer une nouvelle classification des Gastéropodes, basée sur les dispositions du système nerveux. Il divise les Gastéropodes en *Strepsineures* ou Gastéropodes à chaîne viscérale tordue et en *Astrepsineures* ou Gastéropodes à chaîne viscérale non tordue. Ces derniers se divisent à leur tour en *Gastroneurés* dont les ganglions viscéraux sont venus s'accoler aux ganglions pédieux pour former une volumineuse masse sous-œsophagienne et qui correspondent aux Pulmonés ; en *Pleuroneurés*, dont les ganglions viscéraux sont situés en arrière et à droite et qui comprennent les Tectibranches moins les Pleurobranchidés ; enfin en *Notoneurés*, où tous les ganglions sont venus constituer une masse unique sus-œsophagienne et qui correspondent aux Pleurobranchidés et aux Nudibranches.

Pelseneer fait aussitôt remarquer que les Strepsineures et les Astrepsineures de de Lacaze-Duthiers correspondent respectivement aux Streptoneures et aux Euthyneures de Spengel, et les Gastroneurés aux Pulmonés des auteurs. Il fait de plus remarquer avec juste raison que conformément à la diagnose, *Notarchus* et *Dolabella* devraient rentrer dans l'ordre des Gastroneurés bien qu'ils soient certainement des Aplysiens. Il se refuse enfin à considérer les Notoneurés, où sont réunis les Nudibranches et les Ombrelles, comme étant un groupe naturel, mais sans apporter aucune raison pour justifier son opinion. Nous aurons du reste à revenir plus loin sur ce sujet. Les erreurs commises par de Lacaze-Duthiers seraient dues, d'après Pelseneer, à une fausse interpréta-

tion des ganglions pleuraux qui appartiendraient au groupe antérieur avec les divers ganglions duquel ils peuvent se fusionner et non pas au groupe viscéral avec lequel ils ne se fusionnent jamais.

Thiele montre l'année suivante qu'il existerait chez les Mollusques primitifs une ligne sensorielle latérale, constituant une sorte de collerette, dont les tentacules marqueraient l'extrémité antérieure. Elle serait homologue à la ligne latérale des Chétopodes et des Vertébrés. On en retrouverait encore la trace dans les organes sensoriels du bord du manteau des Lamellibranches, dans la collerette des Rhipidoglosses et dans les branchies du Chiton. Il est regrettable que Thiele n'aie pas eu connaissance de l'existence chez les Bulléens d'un osphradion et d'un organe de Hancock, où plusieurs organes des sens se trouvent confondus en un même organe, qui constitue un véritable organe sensoriel latéral.

En 1890, dans un travail sur les organes palléaux des Prosobranches, F. Bernard étudie incidemment l'osphradion de *Haminea hydatis*, *Philine aperta*, *Doridium membranaceum* et *Aplysia punctata*. Il en conclut que dans les deux grandes familles de Tectibranches (Bullidés et Aplisidés), il existe un organe sensoriel semblable à la fausse branchie des Diotocardes, et, comme elle, sous la dépendance du ganglion branchial. Cet organe manquerait au contraire chez le Pleurobranche et l'Ombrelle, d'après de Lacaze-Duthiers et Moquin-Tandon. Mais d'après Bernard, il existerait le long de la branchie de l'Ombrelle, une sorte d'organe de Spengel, diffus sous la dépendance, non d'un ganglion, mais d'un véritable réseau nerveux desservi par le nerf palléo-branchial. Dans ce même travail, nous trouvons quelques données relatives à la branchie et aux glandes à mucus des Tectibranches.

Dans son travail sur le rein des Gastéropodes Prosobranches publiés la même année, R. Perrier indique incidemment que le groupe des Opisthobranches, au point de vue du rein, semble se diviser en deux types distincts : les Tectibranches qui se rattachent aux Prosobranches et les Nudibranches, dont le rein se rapprocherait de celui du Chiton, comme l'avait déjà fait observer Hancock.

Vient alors un travail de Von Ihering, sur les relations naturelles des Cochlides et des Ichnopodes. Nous signalerons le chapitre concernant le système nerveux des Tectibranches, qui renferme de nombreuses inexactitudes sur lesquelles nous aurons à revenir plus tard. A propos de la phylogénie des Ichnopodes (Opisthobranches et Pulmonés) l'auteur montre que les Branchiopneustes

ne sont que des Tectibranches modifiés d'eau douce, tandis que les Néphropneustes se rapprocheraient plutôt des Nudibranches. Mais tandis que Bergh, Fol et la plupart des auteurs considèrent les Nudibranches comme des Gastéropodes qui ont perdu leur coquille, Von Ihering admet qu'ils dérivent de formes sans coquille et que la coquille larvaire ne serait qu'une simple acquisition de la larve. L'étude de l'appareil génital lui aurait montré de plus que l'état primitif est monaule : les Tectibranches seraient donc les plus archaïques et parmi eux le stade le plus primitif serait représenté par les Umbrellidae et Peltidae. Les Tectibranches ne devraient du reste pas comprendre, d'après lui, les Pleurobranches, mais on devrait y rattacher cependant les Umbrellidae, Peltidae et Lophocercidae, cela d'après leur système nerveux et leur appareil génital. Il en profite pour critiquer la classification de Lacaze-Duthiers, qui serait une classification des systèmes nerveux bien plus qu'une classification des Gastéropodes. Von Ihering n'a évidemment pas compris la valeur des groupes créés par Lacaze, car il lui reproche précisément la division des Tectibranches en trois sous-ordres, alors qu'en réalité de Lacaze est le premier à en avoir séparé les Pleurobranches pour les réunir aux Nudibranches.

Quant aux Ptéropodes, il admet qu'ils dérivent probablement des Tectibranches, mais il continue néanmoins à les en tenir séparés pour constituer avec les Ptéropodes et les Ichnopodes le phylum des Platymalakia qui peut se résumer dans le tableau suivant :

- Platymalakia
  - Ichnopodes
    - Nudibranches
      - Phanérobranches.
      - Triaules
        - Dorididae.
        - Phyllidiidae.
    - Sacoglosses.
    - Pleurobranches
    - Tectibranches
    - Branchiopneustes
    - Néphropneustes
      - Bullidae.
      - Aplysiidae.
      - Umbrellidae.
      - Peltidae.
      - Lophocercidae.
  - Ptéropodes.

Quant aux relations phylogénétiques elles seraient les suivantes : tous dérivaient des Plathelminthes, mais tandis que les Sacoglosses, les Ptéropodes, les Nudibranches et les Branchiopneustes dériveraient directement des Tectibranches ancestraux, les Néphropneustes dériveraient des Nudibranches.

P. Fischer établit que d'après les règles de la nomenclature le

*Gastropteron Meckeli* doit s'appeler dorénavant *G. rubrum* (Rafinesque). Il indique également sa présence dans le golfe de Gascogne et incline à croire que loin d'être une espèce méditerranéenne le *Gastropteron* proviendrait vraisemblablement de l'Atlantique.

Dans son travail sur les Mollusques Opisthobranches trouvés à Plymouth, Garstang divise les Tectibranches d'après la classification de Fischer, c'est-à dire en Céphalaspides (Scaphandridae, Bullidae et Philinidae), Anaspides (Aplysidae) et Notaspides (Pleurobranchidae et Runcinidae). Le principal intérêt de ce travail réside dans les notes très intéresssantes concernant la morphologie, l'habitat et les mœurs des principales espèces. C'est ainsi qu'il montre que les jeunes Aplysies changent de couleur au fur et à mesure qu'elles changent de milieu, vivant tour à tour dans des Algues rouge brun, puis finalement vert-olive à mesure qu'elles se rapprochent de la côte. Un fait très important qui résulterait de ses observations, c'est que l'*Aplysia punctata* ne serait pas autre chose que la forme jeune de l'*A. depilans*, mais l'étude anatomique des deux espèces n'autorise pas cette assertion.

Bouvier, à propos des Gastéropodes provenant des campagnes du Yacht l'*Hirondelle*, étudie, dans les principaux groupes, les rapports de l'appareil circulatoire artériel avec le système nerveux. Chez l'Aplysie l'aorte antérieure passerait entre la commissure pédieuse et la commissure parapédieuse, tandis qu'elle passerait tout à fait en dehors chez la Bulle, le Scaphandre et la Philine.

Dans une courte note Pelseneer montre que chez *Limacina* et les larves de Cymbuliidae, la coquille est sénestre et l'animal dextre. Ceci s'explique par le fait que ce sont des animaux *ultra-dextres*. En effet chez tous les Gastéropodes la spire operculaire doit être inverse de celle de la coquille. Or ici la spire de l'opercule est sénestre, ce qui prouve bien que la coquille n'est devenue sénestre que secondairement.

En 1891, dans son travail sur l'appareil reproducteur de l'Aplysie, Mazzarelli montre que ce dernier présente de grands rapports morphologiques avec celui des Céphalaspides, mais se distingue nettement de celui des Pleurobranchidae.

Ray Lankester, dans son article zoologique sur les Mollusques, divise les Euthyneures de la façon suivante :

- Euthyneures
  - Opisthobranches
    - Palliata ou Tectibranches
      - Ctenidiobranchia
        - Tornatellidae.
        - Bullidae.
        - Aplisidae.
        - Pleurobranchidae.
      - Phyllidiobranchia
        - Phyllidiadae.
    - Non palliata ou Nudibranches
      - Pygobranchia
        - Dorididae.
        - Tritoniadae.
        - Eolidae.
      - Haplomorpha
        - Phyllirhoidae.
        - Elysiadae.
  - Pulmonés

Quant aux Ptéropodes, il continue à les ranger parmi les Céphalopodes.

L'*Acera bullata* n'était encore connu que par quelques notes anatomiques de Vayssière sur les principaux organes, de Meyer, Möbius et Sars sur l'appareil digestif, de Von Ihering sur le système nerveux. Restait seul l'appareil reproducteur que Mazzarelli montre constitué absolument sur le même type que celui des Aplysiens. Du reste, par toute sa structure anatomique, ce Tectibranche doit être éloigné des Bullidae avec lesquels on l'a toujours placé, pour le rapprocher au contraire des Aplysidae. Malheureusement, Mazzarelli n'eut pas le courage d'aller jusqu'au bout des conclusions qu'il était en droit de tirer et se contenta de retirer *Acera* de la famille des Bullidae pour en constituer une famille distincte, celle des Aceridae.

L'année 1892 est marquée par un important mémoire de Fischer et Bouvier sur l'asymétrie des Mollusques univalves, d'où il résulte que les Opisthobranches sont des Prosobranches dont la torsion s'est pour ainsi dire arrêtée en chemin, mais Bouvier ne tarda pas à changer d'opinion et dès l'année suivante, il fait paraître toute une série de notes où il montre que les Opisthobranches dérivent au contraire des Prosobranches à la suite d'une détorsion qui ramène la branchie en arrière et que la forme de passage entre l'un et l'autre est l'Actéon. Il en donne du reste une courte monographie qui fut complétée par Pelseneer.

Dans un travail sur la morphologie des Oxynoidae, Mazzarelli montre que cette famille, composée de *Lobiger* et de *Lophocercus*, est intermédiaire entre les Tectibranches et les Nudibranches. Toutefois on doit la placer parmi les Nudibranches, tout près des Ascoglosses. Ce sont, en effet, des Ascoglosses très primitifs ayant à la fois des affinités avec les Bulléens et avec les Pleurobranches.

Puis de recherches anatomiques sur les Peltidae, Mazzarelli con-

clut que ce ne sont pas des Tectibranches archaïques, comme le voulait Von Ihering, et qu'ils ne sont pas davantage intermédiaires entre les Bulléens et les Aplysiens, comme le voulait Vayssière, mais que ce sont bien plutôt des Pleurobranches ayant subi une réduction. La même année, Bergh confirme les données de Vayssière relatives au système nerveux du *Gastropteron*, mais donne une description inexacte de l'appareil reproducteur.

En 1804, reprenant le travail de Hancock sur l'organe olfactif des Bullidés, Mazzarelli montre que cet organe correspond en réalité par son innervation aux organes du goût, du tact et de l'olfaction. Il décrit cet organe chez l'*Haminea hydatis* et le passe rapidement en revue chez les principaux Tectibranches. Il arrive à cette conclusion que chez les formes ancestrales une bande d'épithélium sensoriel s'étendait depuis la bouche jusqu'à l'extrémité postérieure du corps, et que les organes de Hancock et de Spengel en sont les restes.

Pelseneer montre que la coquille de la Philine n'est pas contenue dans l'épaisseur même du manteau, mais dans une cavité coquillère qui communique avec le dehors par un très étroit canal qu'il est possible de mettre en évidence dans l'épaisseur du tégument dorsal.

Survient alors l'important mémoire de Pelseneer sur les Opisthobranches qui peut se résumer brièvement de la façon suivante. Les Tectibranches (y compris les Ptéropodes) descendent des Bulléens dont la forme la plus archaïque est *Actæon*. Les Nudibranches dérivent des Tritoniens, qui proviennent eux-mêmes de formes voisines de *Pleurobranchus*. Les Pulmonés Stylommatophores descendent des Auriculidae, Basommatophores les plus archaïques, qui dérivent eux-mêmes de Bulléens voisins d'Actéon. Les Gastropodes ne sont pas diphylétiques, mais les Tectibranches archaïques dérivent de Streptoneures dont les formes actuelles les plus voisines sont les Trochidae. La torsion est détruite par une détorsion dont l'amplitude croît en même temps que la spécialisation. Ce mémoire constitue avec ceux de Vayssière les ouvrages de chevet des auteurs qui veulent étudier les Opisthobranches.

La théorie de Bouvier, reprise par Pelseneer, est admise également par Grobben qui fait aussi dériver les Opisthobranches des Prosobranches par détorsion du sac viscéral.

Mazzarelli montre que le sac rénal est simple chez *Actæon* et *Pelta*, après quoi il indique les modifications de la circulation chez les différentes Tectibranches après la sortie du rein.

Gilchrist décrit les organes palléaux des principaux Tectibranches montrant les modifications que chacun d'eux subit dans la série. Il étudie spécialement les rhinophores, l'osphradion et la branchie. Il s'attache en particulier à montrer la réduction que subit cette dernière au fur et à mesure du développement progressif des parapodies ou du manteau qui peuvent jour un rôle dans la respiration. En même temps l'osphradion disparaît et les rhinophores se développent de plus en plus.

Dans son *Introduction à l'étude des Mollusques*, Pelseneer admet encore l'ancienne classification de P. Fischer en Bulléens, Aplysiens et Pleurobranchéens, mais il fait rentrer les Ptéropodes Thécosomes, les Peltidés et les Oxynoéidés parmi les Bulléens et les Ptéropodes Gymnosomes parmi les Aplysiens.

La même année, Frenzel étudie la structure du foie d'un certain nombre de Tectibranches parmi lesquels : *Bulla hydatis*, *Doridium tricoloratum*, *Philine aperta*, *Cylichna truncata*, *Acera bullata* et *Aplysia punctata*.

Puis vient un travail de R. Bergh sur les Doridiidae que l'auteur divise en Doridiens vrais, sans tentacules, comprenant le genre *Doridium* et en Doridiens pourvus de tentacules, comprenant le genre *Navarchus*. On trouve à la suite quelques données anatomiques destinées à aider à la systématique de la famille.

Thiele publie alors une courte note phylogénétique, où il admet en partie la phylogénie des Opisthobranches donnée par Pelseneer. Toutefois, il n'admet pas qu'*Actæon* puisse descendre des Trochidae. En effet, la branchie d'Actéon n'est pas bipectinée comme le prétend Pelseneer, mais c'est une simple lamelle repliée ; de plus, l'osphradion est allongé chez les Trochidae, comme chez les Ténioglosses, tandis qu'il est arrondi chez Actéon et les Bulléens. Il lui semble au contraire qu'*Actæon* descend des Pyramidellidae. D'Actéon dérivent les Bulléens et les Ptéropodes Thécosomes ; du Bulléen *Acéra* proviennent les Aplysiens et les Ptéropodes Gymnosomes ; enfin, des Bulléens dérivent aussi les Umbrellidae et en particulier *Tylodina*. Dans le voisinage de ces derniers on doit placer les Pleurobranchéens, qui sont toutefois beaucoup plus rapprochés des Nudibranches. Il repousse aussi l'hypothèse de Von Ihering, et admet l'unité phylogénique des Mollusques.

Enfin, Mazzarelli montre que le prétendu œil anal décrit par de Lacaze-Duthiers et Pruvôt, chez les larves d'Opisthobranches ne serait rien autre que l'origine du rein définitif et son opinion est bientôt confirmée par Von Erlanger.

En 1898, dans une nouvelle note, Mazzarelli s'élève contre l'origine ectodermique que Pruvôt, de Lacaze-Duthiers et Heymons prêtent au rein larvaire des Opisthobranches. Il admet avec Von Erlanger qu'il est primitivement pair et d'origine mésodermique. Mais Heymons le considère comme un rein primitif, tandis que pour lui ce serait le rein définitif. Quant à l'organe avec lequel il entre en communication en arrière, ce n'est pas le ganglion viscéral comme le veulent de Lacaze-Duthiers et Pruvôt, mais le péricarde. Ce rein correspondrait enfin au rein gauche des Monotocardes.

La même année Amaudrut, étudiant la partie antérieure du tube digestif chez les Mollusques Gastéropodes, examine le gésier des Tectibranches. Il étudie le gésier de *Bulla ampulla*, de *Scaphander* et d'*Aplysia* et en conclut que ce gésier est l'homologue des formations connues chez les Prosobranches sous les noms de poches œsophagiennes, jabot, glande de Leiblein et glande à venin. Cette homologie ne nous paraît nullement justifiée. On trouve toutefois des données très intéressantes relatives à la torsion des organes contenus dans la cavité antérieure du corps, et leurs rapports avec la commissure palléo-viscérale et l'aorte. L'auteur déduit d'ingénieuses hypothèses sur la torsion en général et sur l'origine des Opisthobranches en particulier.

L'année suivante, Guiart publie une contribution à la phylogénie des Opisthobranches basée surtout sur les dispositions du système nerveux. Il suit les modifications du système nerveux dans la série des Gastéropodes et insiste particulièrement sur l'origine des ganglions pleuraux et leurs migrations au fur et à mesure du développement des parapodies. Contrairement à Pelseneer, il fait dériver les Actéonidés des Monotocardes et divise les Opisthobranches en deux groupes : l'un renfermant les Bulléens, les Aplysiens et les Ptéropodes ; l'autre renfermant les Pleurobranchéens et les Nudibranches.

La même année Boutan essaie d'expliquer l'asymétrie des Gastéropodes comme étant le résultat d'un antagonisme de développement entre la coquille et le pied. Il explique ainsi la torsion larvaire des Prosobranches, mais en ce qui concerne les Opisthobranches, le travail manque de base vraiment sérieuse. Il admet une déviation larvaire à la suite de laquelle l'anus serait seul déplacé et se refuse à faire dériver les Opisthobranches des Prosobranches. Nous aurons du reste l'occasion de revenir longuement sur ce travail.

Boutan, au cours de son mémoire, ayant prétendu, sans donner de preuves à l'appui, que les ganglions pédieux et les ganglions pleuraux naissaient toujours isolément, Guiart montre dans une seconde note que toutes les données embryogéniques que nous possédons sur l'origine du système nerveux des Mollusques sont certainement encore très vagues, mais semblent cependant d'accord avec les idées qu'il a émises. On doit en conclure, à son avis, que le système nerveux des Mollusques dérive de deux centres : 1° une aire sensorielle céphalique d'où dériveront les ganglions cérébroïdes, qui fourniront les organes des sens ; 2° une aire sensorielle ventrale d'où dériveront les ganglions pédieux et palléaux qui fourniront l'innervation des téguments (pied et manteau).

Mazzarelli publie alors une série de notes sur la morphologie des Gastéropodes Tectibranches, où il réédite certains travaux déjà, pour la plupart, publiés antérieurement. Il trace assez bien dans leurs traits essentiels l'appareil reproducteur des Tectibranches, mais il commet dans le détail des erreurs vraiment regrettables et la figure qu'il donne des organes génitaux de la Philine est si mauvaise et si inexacte que l'on peut se demander quelle confiance on doit attribuer aux autres. L'auteur passe un peu trop sous silence les travaux de Vayssière et attribue à ses travaux personnels une importance exagérée. Il rappelle aussi ses travaux sur le foie de *Pelta* et d'*Aplysia*, sur une communication réno-auriculaire chez certains Opisthobranches, sur le ganglion optique des Aplysiens, sur l'organe de Hancock des Tectibranches et sur la phylogénie des Opisthobranches, mais il n'apporte rien de nouveau dans ces différentes questions. Il est regrettable que l'auteur ait voulu faire un simple plaidoyer *pro domo sua*, afin de pouvoir attaquer les auteurs qui ont oublié de le citer, ou qui, volontairement, n'ont pas cité certains de ses travaux dans leurs ouvrages didactiques.

Enfin tout récemment Guiart publie d'autres travaux sur les Mollusques Tectibranches. Il en sépare les Pleurobranches qu'il rapproche des Nudibranches. Il donne la monographie des genres *Philine* et *Aplysia* comme types des Céphalaspides et des Anaspides et se basant sur l'étude anatomique range le genre *Acera* parmi ces derniers, alors qu'on l'avait jusque là rangé parmi les Céphalaspides, sauf cependant Mazzarelli qui en avait fait une famille intermédiaire. Il indique également les affinités qui existent entre les deux familles, ainsi que leurs relations avec les Prosobranches d'une part, les Pleurobranches et les Nudibranches d'autre part. Il les fait dériver des Prosobranches Monotocardes par l'intermé-

diaire d'*Actæon* à la suite d'une détorsion de sens contraire à la torsion larvaire.

Nous avons essayé de fournir la bibliographie aussi complète que possible du groupe des Céphalaspides, dont nous nous sommes particulièrement occupé dans ce travail. Mais il nous a semblé qu'un travail semblable pour les autres Opisthobranches nous forcerait à étendre ce chapitre dans de trop fortes proportions. Pour les Aplysiens on pourra se reporter aux ouvrages de Rang (1828), de Blochmann (1884) et de Mazzarelli (1893), pour les Ptéropodes à ceux de Boas (1886) et de Pelseneer (1887 et 1888), pour les Pleurobranches et les Nudibranches à ceux de Vayssière (1885 et 1899). Nous donnerons du reste au fur et à mesure toutes les indications bibliographiques nécessaires.

## CHAPITRE II

## SYNONYMIE

Nous nous contenterons de donner ci-dessous la synonymie des principales espèces étudiées dans ce travail :

### Genre **Actaeon** Monfort 1810.

#### Actæon tornatilis (Linné 1766).

*Voluta tornatilis*, Linné, *Systema Naturae*, ed. XII, p. 1187, 1766.
*Turbo ovalis*, Da Costa, *Brit. Conch.*, p. 101, pl. VIII, fig. 2, 1778.
*Bulimus tornatilis* Lin., Bruguière, *Dict. encyclop.*, p. 338, 1789.
*Voluta bifasciata*, Gmelin, *Systema Naturae*, ed. XIII, p. 3.436, 1790.
*Tornatella fasciata*, Lamarck, *Anim. s. vert.*, VI (2) p. 220, 1822.
*Pedipes tornatilis*, Blainville, *Man. de Malacol.*, p. 452, pl. XXXVIII, fig. 5, 5 a, 1825.
*Speo tornatilis* Lin., Risso, *Eur. mérid.*, IV, p. 236, pl. VIII, fig. 109, 1826.
*Speo bifasciatus*, Risso, *Ibid.*, fig. 107, 1826.
*Tornatella tornatilis* Lin., O. G. Costa, *Catal. Sist.*, p. 75, 1829.
*Tornatella pellucida*, Mac Gillivray. *Moll. Anim. of Scotland*, p. 60 et 158, 1844.
*Tornatella pusilla*, Mac Gillivray. *Ibid.*. p. 60 et 159, 1844.
*Actæon tornatilis* Lin., H. et A. Adams, *Genera of recent Moll.*, II, p. 4, p. LVI, fig. 1, 1a, 1858.

### Genre **Scaphander** Montfort, 1810.

#### Scaphander lignarius (Linné 1760).

*Bulla lignaria*, Linné, *Syst. Nat.*, ed. XII, p. 1184, 1760.
*Scaphander lignarius* Lin., Montfort, *Conch. Syst.*, II, p. 334, 1810.

*Assula convoluta*, Schumacher, *Nouv. Syst.*, p. 258, 1817.

*Scaphander giganteus* Risso, *Eur. merid.*, IV, p. 51, pl. II, fig. 12, 1826.

*Scaphander targionius*, Risso, *Ibid.*, fig. 13, 1826.

*Scaphander Browni*, Leach, *Synopsis Mill. Gr. Brit.*, p. 40, 1852.

## Genre **Philine** Ascanius 1772.

### Philine aperta (Linné 1766).

*Bulla aperta*, Linné, *Syst. nat.*, ed. XII, p. 1183, 1766.

*Phylina quadripartita*, Ascanius, *K. Vetensk. Ak. Stock. Handl.*, p. 329, pl. X, fig. A et B, 1772.

*Bulla bulla*, Da Costa, *Brit. Conch.*, p. 30, pl. II, fig. 3, 1778.

*Lobaria quadriloba*, Muller, *Zool. Dan.*, III, p. 30, pl. C, fig. 1 à 5, 1788.

*Lobaria quadrilobata*. Gmelin, *Syst. nat.*, ed. XIII, p. 3.143, 1790.

*Bullæa planciana*, Lamarck, *Syst. anim. s. vert.*, p. 63, 1801.

*Bullæa aperta* Lin., Lamarck, *Anim. s. vert.*, VI, p. 30, 1822.

*Bullea aperta*, de Blainville, *Man. de Conch.*, pl. XLV, fig. 2, 1825.

*Philine quadripartita* Asc., Lovén, *Index Moll. Skand.*, p. 114, 1846.

*Bullæa Schrœteri*, Krauss, *die Sudafrikanischen Moll.*, p. 70, 1848.

*Philine aperta* Lin., Forbes et Hanley, *Brit. Moll.*, III, p. 539, pl. CXIV, E, fig. 1; animal, pl. UU, fig. 1, 1853.

*Philina quadripartita* Asc., Hidalgo, *Catal.* in *Journ. Conch.*, XV, p. 421, 1867.

## Genre **Doridium** Meckel 1805 (1).

### Doridium depictum (Renier 1807)

*Aglaja depicta* Renier, *Tav. di classific.*, pl. VIII, 1807. *Oss. post.*, p. 4-7, taf. XVI, fig. 1-11, 1847.

*Acera carnosa* Cuvier, Mém. sur les Acères, *Ann. Mus. Hist. nat. Paris*, XVI, p. 9-12, 12-15, pl. I, fig. 15-20, 1810.

*Doridium aplysiæforme* Delle Chiaje, *Mém. storia e notomia d. an. s. vert.*, II, p. 185, pl. XIII et pl. LXXX, fig. 23, 1825.

*Doridium carnosum*, Delle Chiaje, *Ibid.*, II, pl. LXXVI, fig. 9-11 et pl. CVII, fig. 2, 1825.

(1) *Aglaja* Renier 1804, doit être rejeté parce qu'une plante portait déjà ce nom générique ; l'on doit accepter la dénomination de *Doridium* qui fut donnée par Meckel en 1805. Mais le nom spécifique *depicta* que lui donna Renier en 1807 reste valable et l'espèce devient dès lors *Doridium depictum* (Renier 1807).

*Acera marmorata* CANTRAINE, *Malac. medit.* p. 73, pl. II, fig. 2, 1840.

*Acera aphysiæformis* Delle Chiaje, CANTRAINE, *Ibid.*, p. 74, 1840.

## Genre **Gastropteron** Kosse 1813.

### GASTROPTERON RUBRUM (Rafinesque 1814).

*Sarcopterus ruber* RAFINESQUE, *Précis des découv.*, p. 30, 1814.

*Gasteropteron coccineum* FERUSSAC, *Tabl. syst. des anim. Moll.*, p. 25, 1822.

*Clio Amati* Delle CHIAJE, *Anim. s. vert.*, 1823.

*Gasteroptera Meckeli* BLAINVILLE, *Man. de Malac.*, p. 479, 1825.

*Gastropteron rubrum* (Rafinesque 1814) P. FISCHER, *Journ. de Conch.*, (3), XXX, p. 349, 1890.

## Genre **Haminea** Leach in Gray 1847.

### HAMINEA NAVICULA (Da Costa 1778).

*Bulla ampulla*, PENNANT, *Brit. Zool.*, n° 84, 1776.

*Bulla navicula*, DA COSTA. *Brit. Conch.*, p. 28, pl. I, fig. 10, 1778.

*Bulla hydatis*, BRUGUIÈRE, *Encycl. Méth.*, p. 374 (ex parte), 1792.

*Bulla cornea*, LAMARCK, *Anim. s. vert.* VI, 2e part., p. 36, 1822.

*Haminea Cuvieri*, LEACH, *Synopsis Moll. Gr. Brit.*, p. 41, 1852.

*Haminea hydatis*, CHENU, *Man. de Conch.*, I, p. 390, fig. 2. 948 à 2.951, 1859.

*Bulla hydatis* var. *cornea*, PETIT, *Catal. Test. mar.*, p. 101, 1869.

*Haminea hydatis* var. *cornea*, DAUTZENBERG, *Coq. de Gabès*, p. 42, 1883.

*Haminea cornea* Lamk., MONTEROSATO, *Nom. Gen. e Spec.*, p. 145, 1884.

*Haminea nauvicula* Da Costa, DAUTZENBERG, *Moll. du Roussillon*, I, p. 517, 1886.

## Genre **Acera** Müller 1776 (1).

### *Acera bullata* Müller 1776.

*Akera bullata* MULLER, *Zool. Dan.* pl. LXXI, fig. 1-5, 1776.

*Bulla voluta parva* CHEMNITZ, *Conch. Cab.*, X, p. 122, pl. CXLVI, fig. 1358, 1784.

(1) Le genre *Acera* de Müller ayant la priorité, les genres *Aceras* créés par HODGR. pour un Oiseau en 1844, et par DEJ. pour un Coléoptère en 1833, doivent disparaître de la nomenclature.

*Bulla akera* Gmelin, *Syst. nat.*, ed. XIII, p. 3.434, 1790.
*Bulla norvegica* Bruguière, *Encycl. Méth.*, Vers, I, p. 377, pl. CCCLX, fig. 4, 1792.
*Bulla resiliens* Donovan, *Brit. Shells*, III, pl. LXXIX, 1803.
*Bulla fragilis* Lamarck, *Anim. s. vert.*, VI (2), p. 36, 1822.
*Akera flexilis* Brown, *Illust. Conch. G. B.*, p. 59, pl. XIX, fig. 31-32, 1827.
*Bulla (Akera) bullata* A. Adams, *Sow. Thesaur. Conch.*, II, p. 572, pl. CXXI, 1842.
*Bulla (Akera) Hanleyi* A. Adams, *Ibid.*, p. 572, pl. CXXI, fig. 41 et 46, 1842.
*Eucampe Donovani* Leach, *Synopsis*, p. 42, 1852.
*Bulla elastica* Danilo et Sandri, *Elenco nom.*, II, p. 26, 1856.
*Aceras bullatum* Locard, *Prodrom.*, p. 78, 1886.

## Genre **Aplysia** Linné 1767 (1).

### Aplysia punctata Cuvier 1803.

*Laplysia depilans* Pennant, *Brit. Zool.*, IV, p. 42, 1777.
*Laplysia depilans minor* Barbut, *Gen. Verm.*, p. 32, 1783.
*Aplysia punctata* Cuvier, *Ann. Mus. Hist. Nat. Paris*, II, p. 295, pl. I, fig. 2-4, 1803.
*Laplysia punctata* Lamarck, *Anim. s. vert.*, III, 1803.
*Aplysia Cuvieri* Delle Chiaje, *Anim. s. vert.*, p. 58, 1823.
*Aplysia marginata* de Blainville, *Dict. sc. nat.*, XXVI, p. 326, 1823.
*Aplysia virescens*, Risso, *Eur., mer.*, IV, 1826.
*Aplysia longicornis* Rang, *Hist. nat. Apl.*, p. 66, 1828.
*Aplysia Ferussaci* Rang, *Ibid.*, p. 66, 1828.
*Aplysia Dumortieri* Cantraine, *Mal. Med.*, 1841.
*Aplysia nexa* Thompson, *Ann. Mag. Nat. Hist.*, XV, 1845.
*Esmia Griffithsiana* Thompson, *Ibid.*, 1845.

(1) Dans la quatrième édition du *Systema naturae*, Linné, qui ne connaissait l'Aplysie que par les figures de Rondelet, la confondit avec les Lernées sous le nom de *Lernea*. Aussi, est-ce sous cette dénomination que Bohadsch, en 1761, en donna la description anatomique. Pendant ce temps Linné, dans sa dixième édition (1758) l'avait placée dans le genre *Tethys*. Bohadsch, dans son travail, indique que l'Aplysie n'appartient en réalité, ni à l'un ni à l'autre de ces deux genres, mais il ne lui donne pas de dénomination pour laisser, dit-il, à Linné le plaisir de créer un nouveau nom. C'est ce que fit celui-ci en 1867 dans sa douzième édition où il crée pour l'Aplysie le genre *Laplysia*, qui doit rester. Toutefois, d'après l'étymologie grecque (de ἀ négatif et de πλύω, laver, c'est-à-dire qu'on ne peut laver) on doit, à l'exemple de Gmelin, modifier ce nom et en faire le genre *Aplysia*.

*Aplysia varians* LEACH, *Synopsis*, 1852.
*Aplysia hybrida* FORBES et HANLEY, *Brit. Moll.*, III, p. 554, 1853.
*Aplysia minor* LANKESTER, *Philos. trans.*, 1875.
*Aplysia guttata* SARS, *Fauna reg. art. Norv.*, 1878.

## Genre **Notarchus.**

### NOTARCHUS PUNCTATUS Philippi 1836.

*Notarchus punctatus* PHILIPPI, *Enum. Moll.*, 1836.
*Notarchus neapolitanus* Delle CHIAJE, *An. Invert. Sic. cit.*, 1841.

## Genre **Oscanius** Leach 1852.

### OSCANIUS MEMBRANACEUS (Montagu 1811).

*Lamellaria membranacea* MONTAGU, *Trans. Linn. Soc.*, XI, p. 184, pl. XII, fig. 4, 1811.
*Bulla membranacea* Mtg., TURTON, *Conch. Dict.*, p. 25, 1819.
*Pleurobranchus membranaceus* Mtg., FLEMING, *British Animals*, p. 291, 1828.
*Oscanius argentatus* LEACH, *Synopsis of the Moll. of Great Britain*, p. 29, 1852.
*Oscanius membranaceus* Mtg., H. et A. ADAMS, *Genera of recent Shells*, II, p. 39, pl. LX, fig. 5 B, 1858.

# PREMIÈRE PARTIE

# BIOLOGIE

## CHAPITRE III

## MŒURS DES TECTIBRANCHES

Nous allons consacrer la première partie de notre travail à la biologie des Tectibranches.

Nous nous appesantirons particulièrement sur les formes vivant sur les côtes de l'Océan, dans la zone de balancement des marées et dont il nous a été possible d'étudier les mœurs dans le milieu même où elles sont accoutumées de vivre. Nos observations ont porté principalement sur quatre espèces : la *Philine aperta*, l'*Haminea navicula*, l'*Acera bullata* et l'*Aplysia punctata*.

**Philine aperta.** — Nos recherches ont été faites sur la côte septentrionale du Finistère dans la région comprise entre l'île de Sieck et la baie de Morlaix. Contrairement à ce qui se passe pour un certain nombre d'animaux de la côte qui sont répandus à peu près uniformément sur les grèves, les Philines abondent sur certaines plages où elles restent localisées. Elles ne se disséminent pas dans les localités environnantes et depuis une dizaine d'années que je me rends à peu près régulièrement dans ces régions, j'ai pu constater que ces gisements n'ont point changé. Les principales localités que nous signalerons sont celles de Carantec, de Pempoul et de Santec.

Le village de Carentec se trouve situé à l'extrémité d'une pointe avancée qui divise la baie de Morlaix en deux grandes échancrures : celle de droite, ou baie de Morlaix proprement dite, dans laquelle se jette la rivière de Morlaix, et celle de gauche ou baie de Pempoul, dans laquelle vient se jeter la rivière de Penzé. Cette dernière rivière, sur un assez long parcours, se continue à travers la vase de la baie de Pempoul par un profond chenal. Sur les bords de ce

chenal croissent d'abondantes prairies de Zostères qui se développent sur une vase noire et puante, ne pouvant supporter le poids de l'Homme, et si l'on ne veut pas avoir le désagrément de s'enfoncer dans cette vase jusqu'à la ceinture, voire même plus profondément, il est bon de ne s'avancer sur ces herbiers qu'avec la plus grande prudence. A droite les herbiers occupent à peu près toute la portion comprise entre le chenal et Carantec, mais à gauche nous avons au delà de l'herbier la vaste grève de Pempoul sur laquelle nous aurons à revenir tout à l'heure.

Dès que l'on s'éloigne des herbiers, la vase devient plus compacte, se recouvre d'une notable quantité de sable et le sol devient résistant. Les courants qui prennent naissance dans le fond de la baie de Pempoul, lorsque la mer se retire, se réunissent bientôt pour former une véritable rivière dont la trace se trouve indiquée sur le sable par un petit chenal qui vient se jeter dans le grand chenal de la Penzé au niveau de la presqu'île Sainte-Anne, qui limite au nord le port de Pempoul. C'est dans la région où le chenal de Pempoul se laisse facilement traverser lors des marées de moyenne grandeur, que l'on devra se livrer à la recherche des Philines.

Celles-ci se rencontrent de part et d'autre de ce chenal, à mi-chemin entre Sainte-Anne et l'île Blanche, mais surtout sur la rive droite du chenal, en se rapprochant de ce dernier rocher. Là se trouve une sorte de plateau de sable qui découvre, dès que la mer commence à baisser et où abondent à la fois les Philines et les Couteaux (*Solen ensis* L.). Ce dernier habitat n'est pas sans importance, car il permettra de trouver facilement l'emplacement que nous indiquons. En effet, c'est là qu'au moment des basses mers les habitants de Pempoul se livrent à la pêche des Couteaux. Cette pêche au sel, déjà intéressante par elle-même, vous mettra sur la piste des Philines.

Le sable présente en ce point une multitude d'ondulations et de plissements, qui s'intriquent les uns dans les autres et dans lesquels il semble difficile au premier abord de pouvoir distinguer la trace d'un animal qui comme la Philine rampe sous le sable.

En effet, si nous parcourons la plage au fur et à mesure que la mer se retire devant nous, nous avons beaucoup de chance de ne rien trouver. C'est qu'à ce moment la Philine est encore enfoncée profondément dans le sable. Mais quand la mer est déjà retirée depuis un certain temps les couches superficielles du sol se dessèchent peu à peu et la Philine vient à la surface pour chercher vrai-

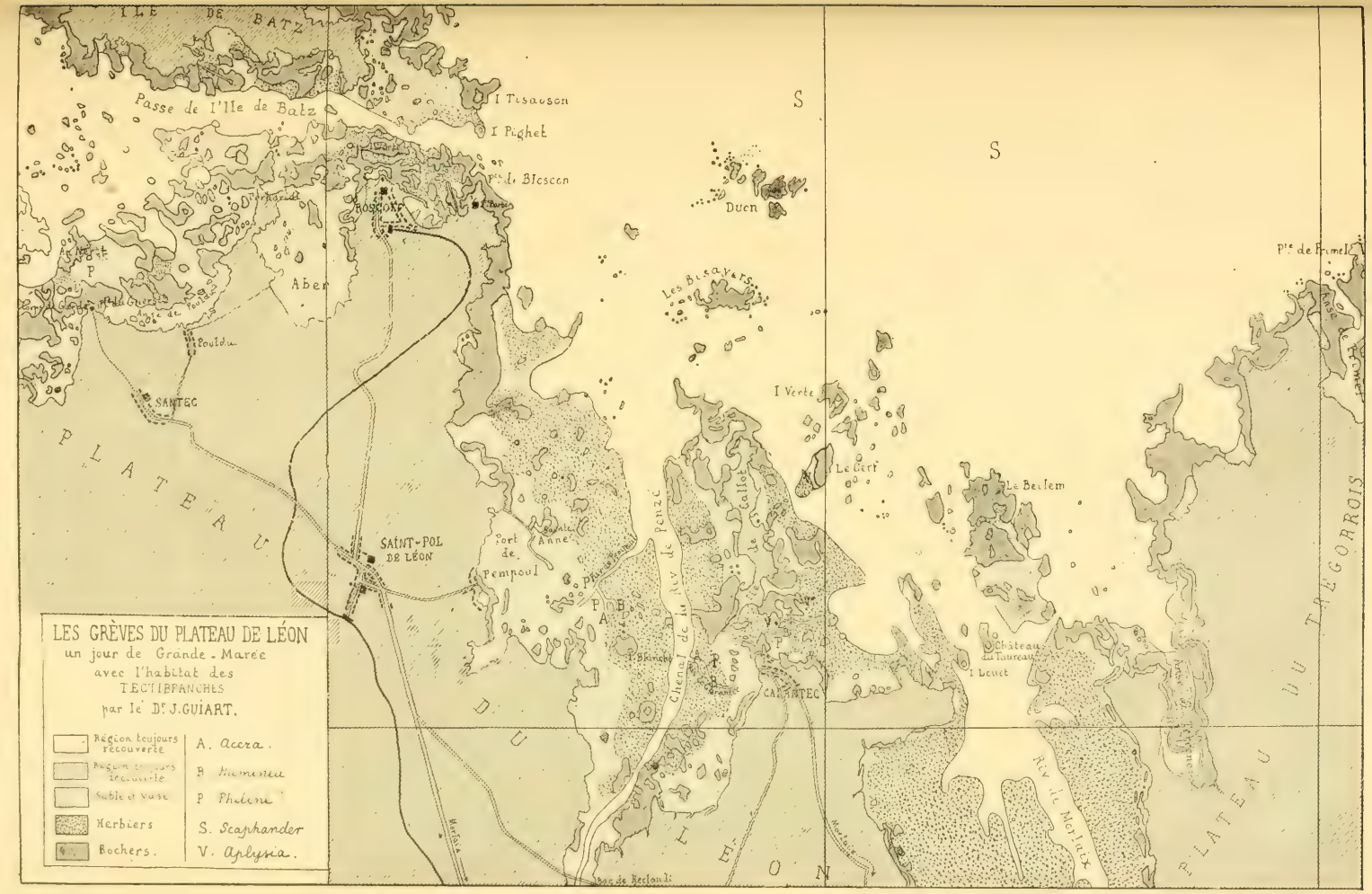
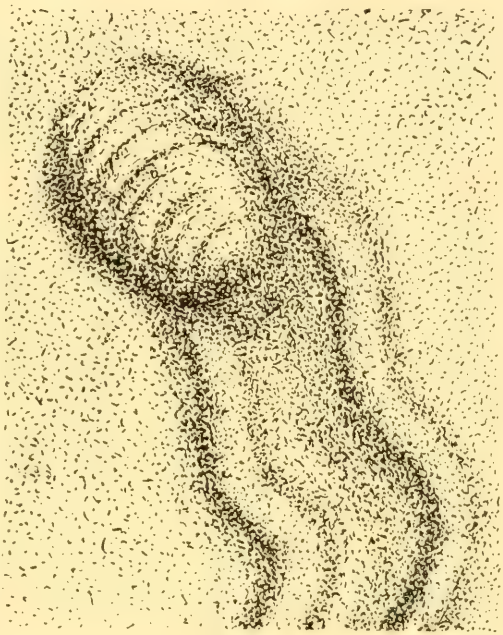



Fig. 1. — Principaux habitats des Tectibranches dans la région de Saint-Pol-de-Léon.

semblablement une flaque d'eau où elle puisse respirer plus à l'aise. Elle rampe alors sur le sol, mais au fur et à mesure qu'elle avance elle sécrète une mucosité qui englue les particules de sable et le tout se trouve entraîné en arrière par les cils vibratiles qui recouvrent la face dorsale du corps. Il en résulte un véritable manteau de sable qui protège l'animal dans sa marche.

Malheureusement pour lui, à mesure qu'il progresse, sa large sole pédieuse creuse dans le sable un sillon dont les bords sont légèrement surélevés et qui va mettre sur sa piste le Zoologiste venu pour l'étudier. Chaque fois que celui-ci apercevra un sillon large et uniforme il devra le suivre jusqu'à ses deux extrémités. A l'une d'elles (fig. 2), il trouvera un petit monticule au niveau duquel le sable présente en général un certain nombre de rides transversales ; un simple coup d'ongle donné en ce point mettra à nu un animal d'une blancheur éclatante qui est la Philine. Il suffit de la placer dans un vase rempli d'eau pour la ramener bien vivante au logis. Les Philines sont assez abondantes à Pempoul, et durant le mois de juin il est possible, pendant une même marée, d'en prendre facilement une centaine. De retour à la maison, le problème qui se pose est de pouvoir les conserver.



Fg. 2. — Trace de Philine á la surface du sable. En avant du sillon on observe un monticule plissé au niveau duquel se trouve la Philine.

Comme ces animaux vivent dans le sable et dans des lieux bien déterminés, on pensera naturellement que pour les garder en vie dans les conditions les meilleures, il faut les mettre dans le sable

même où on les a trouvés. C'est là une idée qui vient immédiatement à l'esprit, et l'on se charge d'un lourd seau de sable mouillé que l'on rapporte souvent avec beaucoup de peine à la maison ou au Laboratoire, là où l'on se propose de conserver le produit de sa pêche. On place donc une couche de sable au fond d'un aquarium ou d'une simple cuvette, on remplit d'eau de mer et l'on y abandonne ses animaux. Ils s'y enfoncent avec une rapidité qui semble montrer le plaisir qu'ils éprouvent à le faire, et l'on est soi-même tout heureux de l'idée magnifique que l'on croit avoir eue. Si l'on n'a pas à sa disposition un courant d'eau de mer continu, on change l'eau des cuvettes plusieurs fois par jour, et l'on est persuadé que les Philines vont pouvoir parfaitement vivre.

Mais deux jours après on est tout étonné de voir certains animaux quitter le sable pour venir à la surface. Ils se tordent en tous sens, tombent sur le côté et sur le dos et finalement ne tardent pas à mourir. C'est que le sable que nous avons rapporté renfermait une quantité innombrable de petits animalcules extrêmement ténus qui sont morts petit à petit et dont les cadavres ont souillé l'eau qui par cela même devient inhabitable pour les Philines. Si l'on veut éviter un tel inconvénient, il suffira de prendre au-dessus du niveau de la haute mer un sable quelconque, pourvu qu'il soit bien blanc, bien sec et frappé depuis longtemps par les rayons du soleil. Dans ces conditions, si l'on a soin de récolter le sable de la surface, les animalcules sont certainement détruits et desséchés sous l'action des rayons solaires, qui constituent, comme on le sait, un des meilleurs agents de stérilisation. Ce sera donc du sable parfaitement pur que l'on mettra dans les récipients et si l'on dispose d'un courant d'eau de mer les Philines se trouveront dans des conditions parfaites de bien-être. Du reste, même dans de simples cuvettes, il suffira de renouveler l'eau deux fois par jour pour qu'elles puissent y vivre très longtemps et même s'y reproduire.

Dans ces conditions elles sont presque toujours enfouies sous le sable. Tantôt elles laissent un de leurs sillons ou l'une des extrémités de la cavité palléale en rapport avec l'eau, tantôt elles s'enfoncent si profondément dans le sable, qu'on peut les y perdre de vue. Mais si l'on vient à les observer pendant la nuit on peut constater, à l'exemple de Möbius, qu'elles sont complètement sorties du sable et rampent librement à sa surface ou même le long des parois du vase ou de l'aquarium. Mais il suffit d'allumer une lumière pour les voir aussitôt retourner se cacher. Elles sont donc

sensibles à la lumière, bien que nous verrons plus tard qu'elles ne possèdent que des yeux rudimentaires, situés dans la cavité céphalique et qui ne peuvent vraisemblablement pas leur servir. La Philine est donc un animal nocturne ; c'est pendant la nuit qu'elle se met en quête des autres Mollusques dont elle se nourrit, et c'est enfin le moment où elle se reproduit. C'est donc le soir qu'on devra l'observer si l'on veut étudier son accouplement (fig. 3).

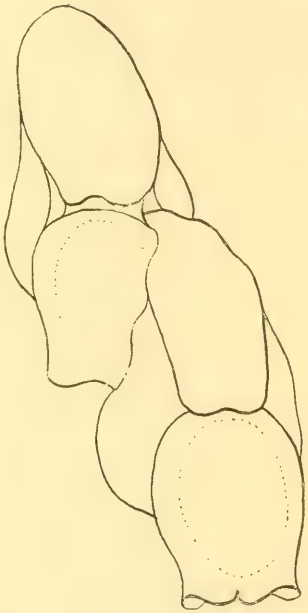


Fig. 3. — Accouplement de la Philine.

Un mot maintenant des autres stations de la côte Bretonne où l'on rencontre des Philines. En même temps que celle de Pempoul, nous avons signalé les plages de Carantec. Les côtes qui avoisinent le village de Carentec (fig. 1) possèdent un certain nombre de plages de sable. Celle qui nous intéresse ici est située dans la partie basse du village, entre l'hôtel Poultier et l'île Callot. Autrefois hérissée d'aiguilles rocheuses, cette plage a été recouverte récemment d'un sable très fin et qui reste généralement très propre, d'où le nom de plage Blanche que lui ont donné les habitants du pays. C'est en été le point le plus fréquenté par les baigneurs.

C'est là à un niveau très élevé et à quelque cent mètres des habitations que l'on peut très facilement se procurer des Philines. Elles y vivent dans un espace très limité compris entre la plage même et le grand herbier qui entoure l'île Callot. Cette petite étendue de sable est située très haut, à tel point que vers la demi-marée on trouve les Philines à l'endroit même où l'on se baignait quelques instants auparavant. J'insiste ici sur le fait que cette plage est très élevée au-dessus du niveau de la basse mer, fait qui se trouve en rapport avec le retard très appréciable constaté dans l'état de développement des Philines trouvées en ce point. De plus nous signalerons qu'elles sont moins nombreuses qu'à Pempoul, ce qui n'a pas lieu de nous étonner, parce que la localité où elles vivent est d'une beaucoup moins grande étendue.

Quant à la localité de Santec, nous l'avons conservée à dessein pour la fin, car elle constitue un véritable régal pour le naturaliste. Le village de Santec se trouve situé à quatre kilomètres à

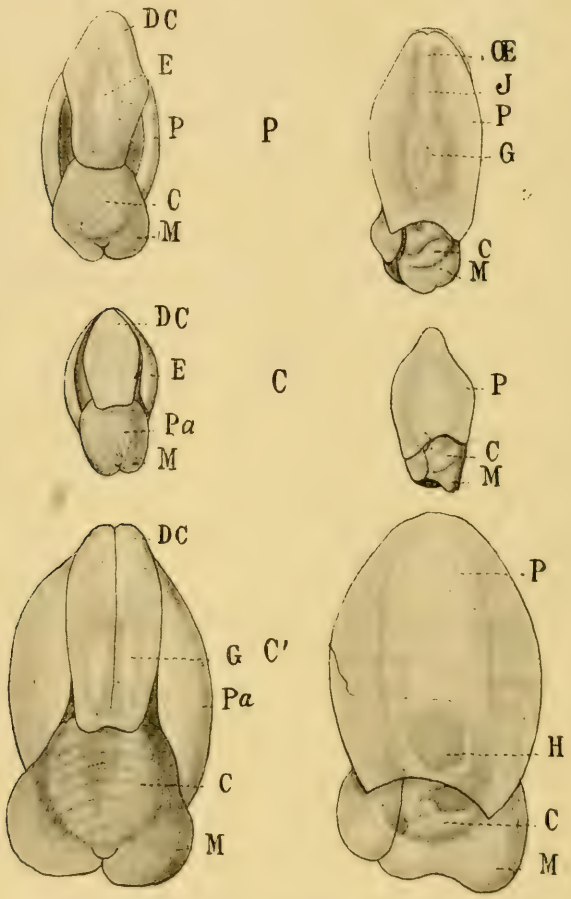



Fig. 17. — P, Philines de Pempoul, grosseur moyenne en juin : C, grosseur moyenne des Philines récoltées sur la plage Blanche de Carantec le 15 juin ; C', les mêmes le 25 juillet ; DC, disque céphalique ; P, pied ; M, manteau ; OE, œsophage ; J, jabot ; G, gésier ; C, coquille ; H, masse hépatique ; ces derniers organes (OE, J, G, C, H) sont vus par transparence à travers le tégument.

l'ouest de St-Pol-de-Léon (fig. 1). Si l'on traverse le village en droite ligne et que l'on suive un petit sentier sablonneux, on arrive à un kilomètre de là à une petite maisonnette enfouie sous le feuillage

et dominant la mer. De cette maison qui sert de gîte aux douaniers et que l'on nomme pour ce motif le Corps de garde, on a une vue superbe sur les innombrables récifs qui barrent le chenal entre la côte et l'extrémité occidentale de l'île de Batz. En cet endroit les dunes forment une pointe qui a reçu le nom de Pointe du Guersit. Entre cette pointe et le massif rocheux de An Néret on voit une grande plage de sable au moment des grandes marées. Cette plage est en effet très basse et ne découvre pas aux basses mers ordinaires.

Si l'on veut faire une récolte fructueuse on devra donc se rendre

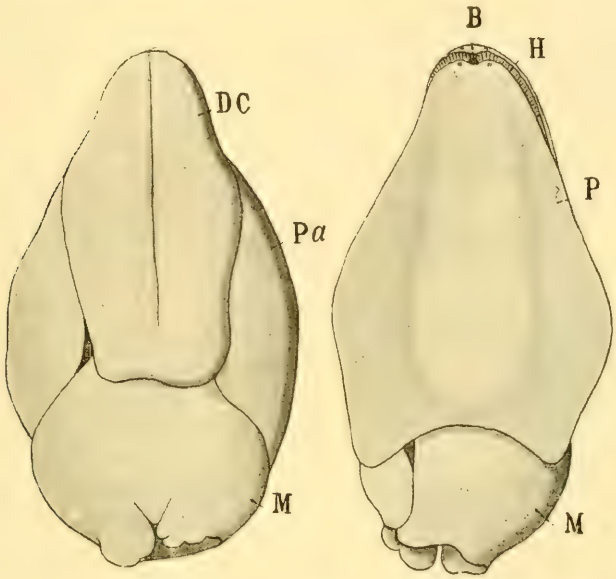



Fig. 5. — Grosseur moyenne des Philines provenant de Santec ; B, bouche ; H, organe de Hancock ; DC, disque céphalique ; M, manteau ; P, pied ; Pa, parapodie.

à Santec au moment d'une grande marée et il faudra autant que possible que la hauteur de la basse mer ne dépasse pas 60 centimètres. On aura soin d'arriver de bonne heure, car bien avant que la plage ne découvre, on pourra commencer sa pêche. « Souvent, dit H. de Lacaze-Duthiers (1875), je me suis promené, ayant encore de l'eau jusqu'à mi-cuisses sur les grèves, où, quelques instants après, je découvrais les Philines en quantité considérable; mais jamais je n'en ai vu sur le sable ; ces paroles sont absolument justes en ce

qui concerne les Philines de Pempoul et de Carantec, mais sont inexactes pour les Philines de Santec.

En effet, cette dernière plage étant très basse et ne découvrant que rarement, les Philines n'y sont point habituées au phénomène de la marée. Aussi dès que la hauteur de l'eau n'atteint plus que 30 à 40 centimètres, elles commencent sans doute à en éprouver les effets et se mettent en mouvement. Contrairement à ce qui se passe pour les autres localités, c'est donc au moment où la mer commence à se retirer et où l'on a encore de l'eau jusqu'à mi-jambes que l'on doit pêcher les Philines. Elles sont ici en quantité considérable et en une heure de temps on pourra facilement en capturer plusieurs centaines. De plus, alors que les Philines de Pempoul et de Carantec (fig. 4) mesuraient en moyenne 2 à 3 centimètres de longueur, celles de Santec (fig. 5) en mesurent communément 7, et il n'est pas rare de voir certains exemplaires atteindre les dimensions de la paume de la main. A part la profondeur, la seule différence que j'ai pu constater dans les conditions du milieu est qu'ici le sable de la plage est moins vaseux et plus grossier. Mais si les Philines de Santec sont volumineuses, elles sont malheureusement plus difficiles à conserver, car elles résistent encore bien moins que les petits spécimens aux causes d'infection et l'on devra veiller avec grand soin à la propreté du sable et de l'eau.

**Haminea navicula** et **Acera bullata.** — Nous allons étudier en même temps les mœurs de ces deux espèces qui vivent à peu près dans les mêmes conditions. Nous n'aurons plus à nous promener sur les plages de sable, mais au contraire, dans les herbiers vaseux dont nous avons déjà parlé précédemment. La pêche des Bulles et des Acères n'est donc pas précisément agréable, car les herbiers où ils vivent reposent toujours sur une vase noire et repoussante, constituée en grande partie par des Zostères en décomposition et dans laquelle on enfonce très facilement jusqu'à la ceinture. Mais que ce désagrément n'arrête point le naturaliste, car il en sera récompensé. On aura soin de marcher sur l'herbier en plaçant les pieds perpendiculairement à la direction des Zostères, afin d'être déjà soutenu par ces derniers et l'on fera en sorte de marcher sans s'arrêter, car ce sont naturellement les plus timides qui, restant sur place, enfonceront le plus.

On gagnera de la sorte un des nombreux chenaux qui serpentent au milieu des herbiers, véritables petits ruisseaux qui recueillent l'eau de ruissellement quand la mer se retire et qui reçoivent les

premiers les effets du flot quand elle monte. Comme ces canaux sont pourvus d'un fond de sable, par conséquent résistant, on sera maintenant plus à l'aise.

Il suffit de se promener sur le sable de ces ruisseaux, et quand on observe un endroit où la végétation de Zostères semble plus abondante et se montre parsemée de pontes gélatineuses semblables à celle que nous reproduisons ici (fig. 6), on donne un coup de bêche sur le bord. Si la vase que l'on retourne est franchement noire, en pleine putréfaction, et non mêlée de sable, on peut continuer sans crainte de retourner toute la bordure de Zostères, car on peut être certain d'y trouver ce que l'on cherche.

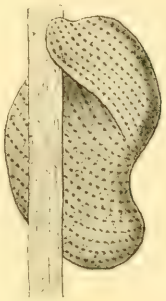


Fig. 6. — Ponte de Bulle fixée à un fragment de Zostère.

Au fur et à mesure que l'on retournera la vase, on mettra à jour tout d'abord un certain nombre de Bulles qui habitent les parties les plus superficielles et que l'on reconnaîtra facilement avec un peu d'exercice, puis plus profondément et de petites boules noirâtres que l'on pourra prendre pour des concrétions de vase et que par suite on courrait risque de méconnaître. Mais il suffira de les laver dans l'eau courante pour leur voir prendre une teinte violacée caractéristique. Ce sont des Acères rétractées dans leur coquille et comme celle-ci est complètement enveloppée dans les parapodies, qui sont fortement contractées autour d'elle, il en résulte que la coquille n'est presque point visible (fig. 7). La localité la plus riche en *Haminea* et en *Acera* dans la région que nous avons étudiée est le grand herbier de la baie de Pempoul, qui occupe, comme nous l'avons vu, les deux rives du chenal de la Penzé. Sur la rive gauche, du côté de Pempoul, existe un certain nombre de ruisseaux qui viennent se fusionner les uns avec les autres pour se jeter finalement dans la rivière de Pempoul dont nous avons parlé plus haut. Mais ces ruisseaux ont le désagrément d'être en général assez profonds, de sorte qu'on ne peut s'y promener sans avoir de l'eau au moins jusqu'à la ceinture ; c'est un avantage si l'on veut chercher à la main des animaux

Fig. 7. — *Acera* contracté tel qu'on le trouve dans la vase. t, tête ; p, parapodies ; c, coquille.

sous les herbes du bord, mais c'est un grand inconvénient, si l'on se propose d'y donner des coups de bêche.

De plus, un autre inconvénient est venu s'y ajouter depuis peu, c'est la présence du Poulpe en quantité innombrable dans la baie de Pempoul. Les Poulpes, qui étaient relativement rares sur les côtes du Finistère, sont devenus cette année tellement abondants que sous chaque pierre on en trouve un ou plusieurs exemplaires. Le Poulpe a même trouvé le moyen de se loger sur les plages de sable et c'est ce qui se produit en particulier sur la limite de l'herbier dont nous venons de parler et dans les ruisseaux qui en partent. Les plus gros spécimens ont creusé dans le sol de profondes excavations qu'ils ont tapissées de petits cailloux tellement bien joints les uns aux autres que les parois semblent être véritablement maçonnées. Quelques pierres plus grosses placées à l'entrée limitent un orifice carré ou hexagonal qui constitue l'entrée du terrier. Cet orifice est caché en général sous une touffe d'Algues ou bien recouvert par une ou plusieurs coquilles d'Huîtres que le Poulpe, placé à l'intérieur, maintient avec ses ventouses. Mais, parfois aussi, l'orifice est entièrement libre ; le Poulpe est alors roulé en boule à l'intérieur de l'excavation et entièrement recouvert de petites coquilles et de petites pierres qui adhèrent aux ventouses et qui le cachent entièrement, ne laissant voir que les deux yeux qui guettent le Crabe ou le Homard imprudent qui va s'aventurer par là. Il en sera malheureusement de même du chercheur de Bulles et d'Acères qui, mettant tout à coup le pied dans un trou, le sentira enlacé dans les bras d'un Poulpe. Comme ceux-ci sont d'assez grande taille, il faut avouer que la sensation est plutôt désagréable. Un jour que je me promenais dans un des ruisseaux de l'herbier de Pempoul, ayant de l'eau jusqu'au haut des cuisses, je fis aussi la rencontre d'un Poulpe dont les bras pouvaient atteindre la grosseur du poignet et qui m'a paru mesurer environ 1 mètre 50 de longueur. Après avoir tourné autour de moi pendant quelques instants, il eut la bonne idée de s'enfuir, ce dont je fus très heureux, car je ne désirais nullement faire plus ample connaissance avec lui. Bref, tout cela me décida à chercher un autre lieu de pêche et je n'ai certes pas eu à le regretter.

Il s'agit d'un petit chenal qui recueille à basse mer les eaux de ruissellement du petit port de Carantec et les conduit jusque dans le chenal de la Penzé après avoir recueilli également tous les ruisseaux qui sillonnent l'herbier de Carantec. Nous l'appellerons la rivière de Carantec.

Ce ruisseau offre beaucoup d'avantages : il est situé très près de la côte et l'on peut s'y rendre sans avoir à traverser ni vase, ni herbier ; il est peu profond et est par suite accessible aux marées ordinaires en même temps qu'il est très facile de bêcher sur ses bords. Enfin il est très riche en Bulles et en Acères ; il est donc tout à fait recommandable aux naturalistes qui veulent étudier ces animaux. Mais si la Philine et la Bulle vivent en rampant sur le sable ou sous les Algues, il n'en est pas de même de l'*Acera* qui possède en plus la faculté de nager. Et quand vous descendrez les rivières de Carantec ou de Pempoul, il pourra vous arriver d'assister à un spectacle fort curieux (fig. 8). Si c'est par une belle journée de printemps, allez le plus loin possible ; méfiez-vous des sables mouvants, mais ne vous occupez point des Poulpes, car ce que vous allez voir vous dédommagera amplement des petits ennuis qui pourront survenir. Ne craignez point surtout de pénetrer dans l'eau au moins jusqu'au haut des cuisses. Au fur et à mesure que les rayons du soleil viennent échauffer le fond du ruisseau, vous verrez surgir du sable de gracieux petits animaux qui prennent aussitôt leur envolée vers la surface de l'eau. Ils descendent, remontent, vont de droite et de gauche, frappant joyeusement l'eau de leurs ailes flexibles qui ondulent à la façon de la tunique d'une Loïe Fuller en miniature.

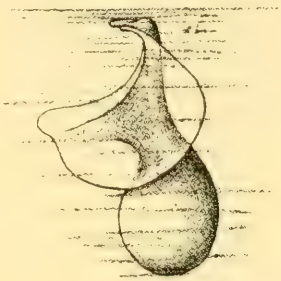


Fig. 8. — *Acera bullata* volant à la surface de l'eau, grandeur naturelle.

Vous resterez émerveillé à la vue de cette danse serpentine d'un nouveau genre. Quelques coups de filet vous permettront de capturer un certain nombre d'exemplaires de ces Acères qui viendront rejoindre ceux que vous avez déjà dans vos bocaux. De retour à la maison vous placerez le produit de votre pêche dans de grands récipients que vous remplirez d'eau de mer et où vous aurez soin de déposer quelques pierres recouvertes d'Algues. La Bulle trouvera parmi ces Algues les animalcules dont elle se nourrit et l'*Acera*, qui est herbivore, fera de ces Algues sa nourriture. Les causes d'infection sont ici moins à craindre, puisque ces animaux sont accoutumés de vivre, l'*Acera* principalement, dans un milieu en putréfaction. Vous pourrez facilement observer leurs mœurs et constater que, comme la Philine, la Bulle est un animal

nocturne. Enfouie dans la vase ou le sable pendant le jour, elle se met en chasse dès l'approche de la nuit.

Quant à l'*Acera* le jour ne lui fait pas peur, bien au contraire, et il suffit qu'un rayon de soleil vienne frapper l'aquarium ou le récipient qui la renferme, pour qu'elle prenne aussitôt son vol à l'intérieur de l'eau. On peut aussi, en excitant l'Acère, provoquer à volonté ces mouvements de natation.

Rien n'est à la fois plus intéressant et plus gracieux que l'Acère en train de nager, mais comme ce spectacle a été décrit par Meyer et Möbius (1865) d'une façon à la fois très exacte et très pittoresque, nous ne pouvons résister au désir de retracer ici leur description. « L'Acère est presque toujours en mouvement; elle rampe sur le fond ou le long des parois de l'aquarium. Parfois aussi elle se tient à la surface, dans une attitude un peu recroquevillée. En rampant, elle lève la tête et la rabaisse, et elle incline la partie antérieure du corps à droite et à gauche. Avec la partie inférieure du pied, ses ailerons relevés se reportent en avant, de sorte que la coquille sur laquelle ils reposent, est alternativement recouverte ou libérée plus ou moins.

Quand ces alternatives se répètent plus vivement que d'ordinaire, l'Acère s'apprête à nager ; c'est là un des mouvements les moins fréquents, mais des plus particuliers et des plus attrayants ; on pourrait dire que cet animal vole dans l'eau. Sa coquille jaune glisse de plus en plus vite, en avant et en arrière, la partie antérieure se courbe par mouvements rythmiques, les lobes du pied sont relâchés, puis étendus de nouveau, ses mouvements prennent une extension et une rapidité toujours croissantes jusqu'à ce que ses battements écartent le corps entier du fond. L'animal vogue alors tantôt à gauche, tantôt à droite, tantôt en avant, tantôt en arrière, en s'élevant toujours dans l'eau, et plane dans son élément transparent avec les attitudes les plus gracieuses. Quand ces mouvements ont acquis leur degré d'activité le plus élevé, le pied effectue en une seconde trois ou quatre battements en s'écartant du corps au point de former une surface concave inférieurement. En même temps la partie antérieure du corps s'incurve en avant ou en arrière. Pendant ce temps l'animal descend un peu à chaque fois, mais en rabattant son pied étendu il se relève obliquement tout d'un coup.

« Quand ces mouvements très vifs ont duré quelques minutes, les battements s'affaiblissent ; le Gastéropode descend plus bas ; de temps en temps il se relève, avant de toucher le fond, au moyen

de quelques battements violents, mais il ne remonte pas aussi haut ; ses forces s'épuisent ; il tombe au fond, agite seulement les bords relevés de son pied, les soulève encore quelques fois, puis les rassemble paisiblement sur sa coquille et se remet enfin à ramper. »

Les auteurs de cette description imagée pensent que les désirs du printemps sont le point de départ de ces mouvements. Il est exact que c'est surtout à l'époque où ces animaux se recherchent pour se reproduire qu'on peut les voir nager, mais nous nous rappelons en avoir vu autrefois en plein été nager dans les bacs de l'aquarium de Roscoff.

**Aplysie.** — Je n'ai nullement l'intention de m'étendre longuement sur les mœurs de cet intéressant Gastéropode qui est certainement l'un des mieux connus qui existent. Je tiens cependant à relever une erreur qui tend à s'accréditer dans les ouvrages d'histoire naturelle. On a coutume d'entendre dire en effet que les Aplysies vivent parmi les herbes marines aux dépens desquelles elles se nourrissent et qu'elles sont particulièrement abondantes dans les herbiers. C'est là une erreur qui peut se justifier dans les mers où la marée n'existant pas, comme la Méditerranée, les mœurs des animaux sont plus difficiles à observer sur place. Sur les côtes de Bretagne, au contraire, où la marée est très considérable et les Aplysies très nombreuses, rien de plus facile. Le naturaliste inexpérimenté qui voudra se procurer des Aplysies pourra en trouver dans les herbiers, où elles sont parfaitement connues des pêcheuses de Crevettes sous le nom de *Vaches de mer*. En effet, ces animaux ayant besoin d'une eau très aérée, se trouvent dans des conditions parfaites de vie dans les ruisseaux et à la limite des Zostères, là où à chaque marée s'établissent des courants qui permettent un renouvellement constant de l'eau. Mais en ces points, les Aplysies seront cependant peu abondantes, car il existe le long de la côte une zone où l'eau est encore mieux aérée, celle des rochers littoraux compris dans la zone de balancement des marées.

Il suffira donc de se promener à la base des falaises de la côte pour y faire une abondante récolte. Les rochers, en effet, constituent de place en place de véritables vasques où l'eau sera fortement battue au moment de la marée montante et où elle va pouvoir rester à mer basse. A haute mer l'Aplysie n'a pas à craindre d'y être entraînée par les vagues, car elle peut se mettre à l'abri d'un rocher ou même se fixer aux Algues par son pied. A basse

mer elle reste dans ces flaques d'eau où elle n'a pas à craindre la dessiccation ; elle n'a pas besoin du reste d'une bien grande quantité d'eau, et il n'est pas rare de voir quelquefois son corps émerger en partie au-dessus de la surface. Si l'on rencontre un point de la côte où se trouvent des rochers à proximité d'un herbier et où ces rochers soient couverts d'une riche végétation d'Algues, c'est là qu'il faudra se diriger, car c'est là qu'on aura le plus de chance de faire une abondante récolte. Il faut que la côte soit en pente douce, afin que la mer ne monte pas trop vite et que les vagues ne battent pas trop fortement les rochers, car les Aplysies seraient naturellement entraînées et ne pourraient du reste trouver à se nourrir sur les rochers dénudés. L'observation que nous venons de faire nous paraît avoir son importance, car c'est sur la côte même qu'on trouvera les adultes et qu'on les verra le mieux se reproduire. Enfin, pour les personnes qui n'auraient point de Laboratoire à leur disposition, les rochers de la côte pourront au besoin servir de bassins d'expériences ou tout au moins de bassins de réserve.

Nous ne pouvons malheureusement dire que peu de mots des mœurs des quelques autres Tectibranches dont nous aurons l'occasion de parler dans le cours de ce travail.

**Scaphander lignarius.** — Le *Scaphander lignarius* se trouve aussi bien sur les côtes de la Bretagne que dans la Méditerranée. Sur les côtes de Bretagne on le rencontre par 25 à 30 mètres de profondeur au large de Duon, au nord du Béclem et en divers autres points de la baie de Morlaix. Il vit toujours sur un fond de sable et de vieilles coquilles où sont particulièrement fréquentes certaines coquilles turbinées de Gastéropodes habitées par un Géphyrien, le *Phascolion strombi* (1).

Dans la Méditerranée le *Scaphander* est également dragué à une certaine profondeur et se trouve au milieu de coquilles de *Turritella* renfermant également un Géphyrien déterminé par Vayssière comme appartenant au genre *Phascolosoma*. Voici donc une même espèce qui, dans des mers aussi différentes, vit cependant dans les mêmes conditions. Transporté dans un aquarium, le *Scaphander* présente des mœurs identiques à celles de la Philine. Ceci ne doit pas du reste nous étonner, car déjà par l'extérieur le

(1) Ce sont précisément les draguages que je fis faire autrefois à Roscoff pour me procurer des *Scaphander*, qui ont permis à mon collègue et ami M. Brumpt (1897) d'étudier cet intéressant Géphyrien.

*Scaphander* ne diffère guère de la Philine que par sa coquille externe. Comme mœurs il est simplement plus carnassier, ce qui est en rapport avec le développement plus considérable de son appareil digestif. Mais il s'en distingue par un procédé défensif particulier (fig. 9). En effet, lorsqu'on tracasse un *Scaphander*, il laisse échapper une substance jaune, floconneuse et visqueuse, qui ne tarde pas à se dissoudre dans l'eau. Cette sécrétion, parfois très abondante, est produite par la glande palléale située à la face inférieure et au voisinage du bord libre du manteau. Elle est formée de nombreuses glandes uni-cellulaires dont la sécrétion a vraisemblablement pour but de protéger l'animal en troublant l'eau et en lui communiquant certaines propriétés désagréables ou toxiques. Elle est analogue à la pourpre de l'Aplysie.

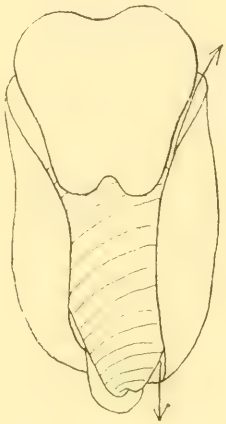


Fig. 9. — *Scaphander lignarius.* Les flèches indiquent le sens dans lequel l'animal émet son liquide défensif.

**Doridium depictum.** — Il vit seulement dans la Méditerranée. On le rencontre à une profondeur moyenne de 20 mètres sur les fonds de Zostères ou sur des rochers couverts d'Algues. C'est une espèce très carnassière et très résistante. Il se nourrit principalement d'Annélides, de Mollusques et en particulier de Philines, de Poissons et même de substances végétales. Nous ne savons malheureusement rien des mœurs de cet intéressant animal, n'ayant pas eu l'occasion de l'observer en captivité.

**Gastropteron rubrum.** — Quant au *Gastropteron*, il n'est guère connu que dans certaines régions de la Méditerranée, bien que sa vie pélagique semblerait cependant devoir favoriser son extension géographique. Il vit sur les fonds vaseux ou sablonneux à des profondeurs très diverses pouvant aller parfois jusqu'à 60 et même 120 mètres. On le rencontre toutefois moins profondément à la limite des fonds coralligènes ou des Zostères. Dans les fonds sablonneux il trouve en abondance les Foraminifères et les larves d'Invertébrés dont il fait sa nourriture habituelle. Comme nous n'avons eu à notre disposition que des exemplaires en alcool provenant du laboratoire de Naples, nous n'avons aucune donnée sur les

mœurs du *Gastropteron*, et nous céderons sur ce point la parole à Vayssière (1885) qui a eu l'occasion de l'étudier au laboratoire d'Andoume. « Bien que nous ayons pu en conserver de nombreux exemplaires, pendant des semaines entières, dans de petits aquariums, il ne nous a jamais été possible, dit l'auteur, de voir ces Mollusques s'accoupler ; nous pouvons même dire que chez aucune de nos espèces de Bullidés, nous n'avons assisté à ce phénomène (1).

« Nous ne pouvons donc rien dire de la forme du ruban rudimentaire du *Gastropteron* ni de ses œufs ; ces derniers ont cependant été vus et un peu étudiés par Krohn (1860), qui a pu suivre les premières phases de leur développement.

« Le *Gastropteron* nage avec assez de rapidité, grâce aux dimensions considérables des parapodies et à leur indépendance vis-à-vis du reste du corps. Ce Mollusque, pour nager, agite simultanément ses parapodies de chaque côté et en les inclinant postérieurement, tandis qu'il dirige sa tête en haut, en bas ou par côté, suivant le sens dans lequel il veut aller ; la partie antérieure de son corps lui sert en quelque sorte de gouvernail. Lorsqu'il veut monter rapidement, on le voit agiter violemment ses parapodies, et celles-ci, au lieu de décrire dans leur évolution un arc de cercle de 90 à 100 degrés, décrivent alors presque un arc de 180°, car à chaque coup donné par les parapodies, on voit leur bord venir se toucher alternativement au-dessus et au dessous du corps de l'animal.

« Mais l'animal ne nage pas toujours, et malgré l'état d'atrophie assez accentué de la face plantaire, il peut cependant ramper à la surface des corps sur lesquels il se trouve (pierres, sable, surface lisse comme celle d'un cristallisoir, etc.) ; pour cela, il relève au-dessous de son dos les expansions latérales de son pied et les fait même se croiser, chevaucher l'une sur l'autre en laissant cependant une ouverture par laquelle sort le flagellum. Le disque céphalique qui, dans les autres positions de l'animal, se trouve étalé sur le corps, sa pointe dirigée en arrière, est maintenant ramené en avant ; sa pointe s'enroule et forme une espèce de tronc de cône creux. Cette partie du corps semble alors remplir le rôle des rhinophores des Aplysies, car elle a l'air de flairer les objets qui se trouvent en avant du Mollusque.

« Le *Gastropteron* dans cette position rampe alors, mais lente-

(1) Plus heureux que Vayssière, nous avons pu assister à l'accouplement d'un certain nombre de Bullidae. Nous avons donné précédemment (fig. 3) l'accouplement de la Philine ; quant à la Bulle et à l'Acère, elles s'accouplent comme l'Aplysie.

ment, cherchant sa nourriture de droite et de gauche sur les corps environnants; il contracte très peu d'adhérence avec ceux sur lesquels il se trouve et il lui serait impossible de monter ainsi le long des parois d'un cristallisoir, même lorsque celles-ci forment un plan un peu incliné. »

**Notarchus punctatus.** — Cette espèce est une forme d'Aplysie extrêmement intéressante qui n'a encore été trouvée que dans la Méditerranée. Comme nous n'avons eu en notre possession que des exemplaires en alcool provenant du Laboratoire de Naples nous devrons encore recourir aux observations de Vayssière (1885).

Le *Notarchus* vit sur les fonds de Zostères à une profondeur de 15 à 25 mètres. C'est une Aplysie dont les parapodies se sont soudées sur la face dorsale du corps, constituant ainsi un sac parapodial contractile ouvert en avant et entourant la masse viscérale (fig. 10). Le tégument présente une coloration jaune verdâtre. Le pied est très étroit et se plie longitudinalement de manière à permettre à l'animal d'embrasser étroitement le bord d'une feuille de Zostère ou quelque tige d'Algue, afin de se mieux fixer contre elles. C'est de plus un animal pélagique qui est aux Aplysiens ce que le *Gastropteron* est aux Bulléens. Mais, tandis que le *Gastropteron* monte et descend au sein des eaux en agitant ses parapodies à la façon d'un Ptéropode, le *Notarchus* a recours à un tout autre mécanisme. L'animal remplit tout d'abord d'eau sa vaste cavité parapodiale; puis, en se contractant brusquement, il chasse par l'ouverture dorsale un volume d'eau relativement considérable.

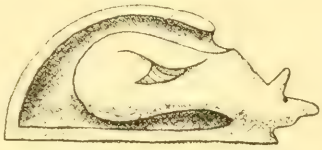


Fig. 10. — *Notarchus punctatus*, coupe longitudinale, d'après Pelseneer.

Le Mollusque se trouve ainsi chassé en arrière par le mouvement de recul et nage par conséquent à la manière d'un Céphalopode. La tête semble servir de gouvernail et suivant la direction que prend celle-ci le *Notarchus* peut nager de haut en bas, de bas en haut ou horizontalement. Quant aux faibles contractions du sac parapodial que l'on observe d'ordinaire, elles ont simplement pour but de renouveler l'eau qui se trouve dans la cavité et de favoriser ainsi les fonctions respiratoires.

**Oscanius membranaceus.** — Nous avons eu l'occasion d'observer une fois à l'état vivant cet intéressant animal au laboratoire de

Banyuls. La coloration de notre exemplaire était jaune orangé clair avec sur le dos de larges taches brunes (fig. 11). Elle ne correspondait donc pas à la teinte brune uniforme indiquée par Vayssière (1899). Mais ce n'est évidemment là qu'une simple coloration protectrice, par adaptation au milieu dans lequel vivait l'animal. Cette même coloration a du reste été signalée par Gilchrist (1894). On le pêche dans la Méditerranée sur les fonds vaseux à une profondeur d'une cinquantaine de mètres. Aussi, peut-on le faire vivre facilement dans un aquarium. Là on peut constater que sa large sole pédieuse lui permet aussi bien de ramper que de nager. Sa grande largeur lui permet en effet de glisser facilement sur la vase la plus molle sans enfoncer et elle lui permet aussi de faire des mouvements latéraux assez puissants pour que, placé sur le dos, l'animal puisse nager. J'ai fait l'expérience suivante sur l'exemplaire que j'ai eu en ma possession. L'ayant placé d'abord dans une cuvette renfermant de l'eau de mer bien aérée, je le vis prendre la forme indiquée dans la fig. 12, A ; les bords du pied relevés vers le haut venaient s'accoler aux bords du manteau de manière à constituer un véritable canal circulaire renfermant la branchie et s'ouvrant en avant par les orifices supérieurs des rhinophores et en arrière par une sorte de siphon formé par la partie postérieure du manteau. Il existait ainsi un courant d'eau très net permettant le fonctionnement régulier et normal de la branchie. Mais ayant alors placé l'*Oscanius* dans une autre cuvette renfermant de l'eau de mer privée d'air par l'ébullition, je le vis prendre l'attitude de la fig. 12, B ; la branchie se trouvait ainsi largement en contact avec l'eau et l'animal faisait des efforts évidents pour découvrir les portions les plus minces de son tégument et les mettre en rapport direct avec le liquide ambiant. On avait vraiment la sensation d'un animal faisant des efforts pour échapper à l'asphyxie. Finalement il se retourna

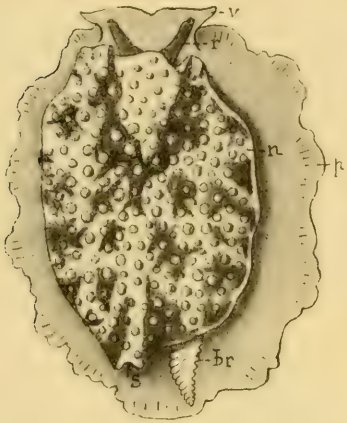



Fig. 11. — *Oscanius membranaceus*, face dorsale ; grandeur naturelle ; *v*, voile labial ; *r*, rhinophore ; *n*, noteum ; *p*, sole pédieuse ; br, branchie ; *s*, siphon.

sur le dos et se mit à faire onduler les bords de son pied, puis à en frapper l'eau verticalement. Dès qu'il se fut soulevé un peu au-dessus du fond, il se mit à glisser en avant pour se diriger sans doute vers des eaux plus hospitalières. Mais il rencontra le bord du vase et retomba aussitôt sur le fond. Il resta ainsi quelque temps sur le dos et serait sans doute mort si je ne l'avais transporté dans une eau plus aérée. Cependant, il ne faudrait pas croire que cette position soit exceptionnelle chez *Oscanius*. Il nous est arrivé maintes fois de le voir se retourner sur le dos pour expulser le contenu de son intestin (fig. 12, C). De l'anus ne tardait pas à sortir un petit boudin noirâtre constitué par des excreta et que les cils vibratiles qui revêtent le manteau entraînaient assez rapidement vers le siphon postérieur et de là en dehors de l'animal qui se retournait alors et rampait dans une autre direction.

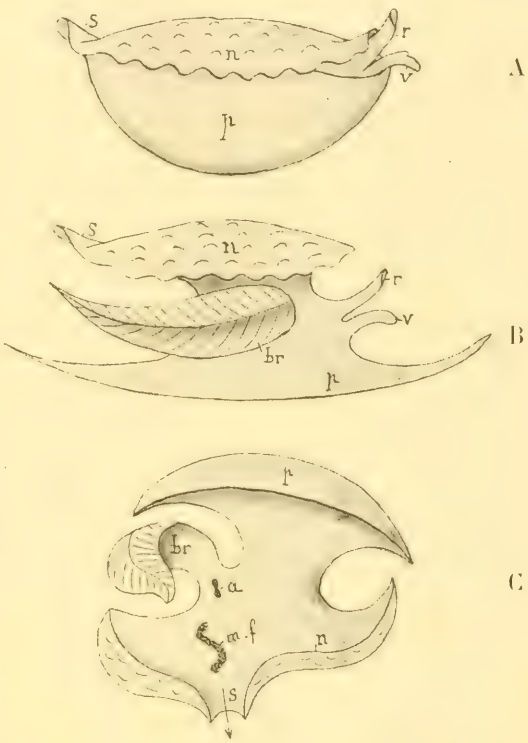



Fig. 12. — Principales attitudes de l'*Oscanius membranaceus* : A, dans l'eau bien aérée ; B, dans l'eau non aérée ; C, pendant la défécation ; *v*, voile labial ; *r*, rhinophores ; *n*, noteum ; *p*, sole pédieuse ; *s*, siphon ; *br*, branchie ; *mf*, excreta. Les animaux A et B sont vus par le côté droit ; l'animal C est renversé sur le dos et vu par l'extrémité postérieure du corps.

Mais je ne veux pas quitter l'*Oscanius* sans signaler un fait dont j'ai été le témoin et qui m'a vivement frappé. Entre la branchie et les organes génitaux (fig. 13, *x*) on observe un orifice en forme

de boutonnière qui correspond identiquement comme position à l'orifice signalé par DE LACAZE-DUTHIERS (1859) chez le Pleurobranche comme mettant l'appareil circulatoire en rapport avec l'extérieur. Cet orifice se continue intérieurement par un canal extrêmement oblique qui présente aussi les mêmes rapports anatomiques que ceux indiqués par DE LACAZE-DUTHIERS. Je ne saurais affirmer que ce canal soit en communication avec l'appareil circulatoire comme le croient DE LACAZE-DUTHIERS (1859) et GILCHRIST (1894) ou en soit séparé par une simple membrane, comme le veut BOURNE (1885), n'ayant pas fait moi-même l'examen histologique de cet organe. Mais après avoir fait sur l'*Oscanius* l'expérience d'asphyxie que je relatais précédemment, j'ai pu observer l'orifice en question se dilater rythmiquement durant un temps assez long et chaque dilatation coïncidait avec l'expulsion d'une petite quantité de liquide. Je ne saurais admettre l'hypothèse de BOURNE qui considère ce nouvel orifice comme correspondant à la glande hypobranchiale de l'Aplysie. Rien dans la structure qu'il lui assigne, ne permet d'expliquer la sécrétion possible d'un liquide assez abondant pour que son émission en dehors soit nettement visible. Il serait trop long de discuter ici la question de la communication ou de la non communication de l'appareil circulatoire des Mollusques avec l'eau de mer. Mais quoi d'impossible à ce que l'animal se soit débarrassé d'un liquide sanguin devenu toxique par l'asphyxie pour le remplacer par le liquide extérieur, dans lequel viendraient se déverser les nombreux globules formés dans la volumineuse glande lymphoïde que l'on observe au voisinage du cœur de tous les Pleurobranches. Ce n'est évidemment là qu'une hypothèse, mais que les faits observés par DE LACAZE-

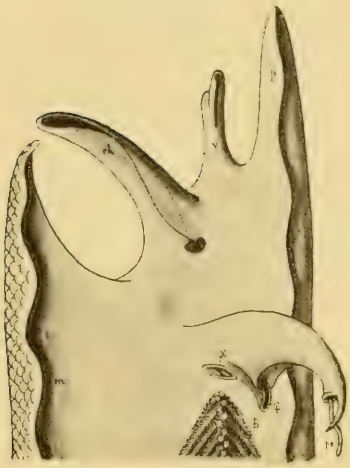


Fig. 13. — Moitié antérieure droite grossie de l'*Oscanius membranaceus*; *v*, voile labial; *rh*, rhinophore; *m*, noteum ou manteau; *p*, sole pédieuse; *pe*, pénis; ♀, orifice femelle; *x*, orifice mettant en communication l'appareil circulatoire avec l'extérieur; *b*, branchie.

Duthiers, par Gilchrist et par nous, nous autorisent du moins à avancer.

**Pleurobranchus plumula.** — Nous ne pouvons que renvoyer au beau travail de H. de Lacaze Duthiers (1859). Ce Pleurobranche se rencontre sur les côtes de Bretagne sous presque toutes les pierres des herbiers. De coloration jaunâtre très claire et ses tissus étant très transparents, on peut le confondre très facilement avec certains animaux qui font aussi des pierres leur habitat et en particulier avec certaines Ascidies. Il n'est pas rare de les rencontrer accouplés, les individus étant alors plus ou moins contractés et accolés l'un à l'autre. Il ne m'a pas été possible d'observer si l'accouplement était réciproque. Ils s'accouplent fréquemment aussi dans les aquariums où on les élève et produisent ces pontes aplaties, accolées au substratum par l'un des bords et enroulées en spirale (fig. 14). Sur l'une de ces pontes il m'a été possible de suivre en partie le développement du Pleurobranche.

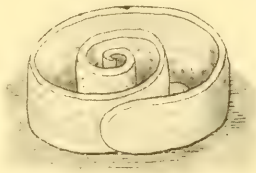


Fig. 14. — Ponte de *Pleurobranchus plumula* (d'ap. H. de Lacaze-Duthiers).

Le pied de ses animaux ne leur permettant guère que de se fixer aux cailloux, mais rendant la reptation très pénible, il en résulte que le Pleurobranche n'est pas difficile pour le choix de sa nourriture et mange tout ce qui tombe sous sa radula. Il dévore aussi bien des substances végétales que des substances animales, pourvu que celles-ci soient à sa portée, aussi trouve-t-on surtout dans son tube digestif des fragments d'Algues et de Synascidies.

**Archidoris tuberculata.** — Cet animal est très commun sur les côtes septentrionales de Bretagne, où on le trouve sous les blocs de pierre disséminés au milieu des herbiers de Zostères et sur les bancs de sable de ces herbiers. Comme l'indique Hecht (1895), il est très fréquent au commencement du printemps, mais il diminue dès le mois de juin pour devenir très rare en juillet et en août. La ponte (fig. 15), très voisine

Fig. 15. — Ponte de *Doris* (d'après Alder et Hancock).

de la précédente, commence de bonne heure et finit en juin. La coloration du tégument est très variable suivant le milieu où l'on rencontre l'animal. La houppe branchiale que l'on observe sur le dos est généralement bien épanouie sur les exemplaires en parfait état de vie, mais il suffit que l'eau soit légèrement agitée pour que les branchies se rétractent aussitôt dans un enfoncement du manteau. L'animal se nourrit généralement aux dépens des Eponges qui encroûtent si fréquemment les pierres sous lesquelles il a établi sa demeure. Il peut du reste présenter avec ces Eponges une homochromie des plus intéressantes.

Résumé. — Il résulte de ce qui précède que les Bulléens peuvent être considérés comme des formes rampantes et fouisseuses, vivant dans le sable ou la vase, où ils se nourrissent des animaux qu'ils rencontrent sur leur passage, parfois même d'animaux vivant dans des coquilles, ce qui nous expliquera la puissance de leur armature stomacale.

Les Aplysiens, au contraire, sont également des formes rampantes, mais vivant au grand jour dans les prairies de Zostères ou au milieu des Algues dont ils font leur nourriture, ce qui entraînera, comme nous le verrons plus loin, des modifications importantes de l'appareil digestif.

Nous ne pouvons dès maintenant assigner une place définitive au genre *Acera*, qui est une forme fouisseuse comme les Bulléens, mais qui est herbivore comme les Aplysiens.

Quant aux Pleurobranchéens et aux Doridiens, ils vivent en général fixés sous les rochers et se nourrissent indifféremment de substances végétales ou animales, mais plus particulièrement de ces dernières.

Nous avons fait chez *Philine* et chez *Oscanius* certaines observations que nous croyons intéressantes, mais auxquelles nous ne pouvons que renvoyer, car il serait trop long de les résumer ici.

---

## CHAPITRE IV

# DURÉE DE VIE DES TECTIBRANCHES

C'est là une question totalement inconnue et que nous ne pourrons malheureusement pas résoudre. Si l'on se rend sur les bords de l'Océan au printemps et en particulier durant les mois de mai et de juin, on constate qu'à cette époque les Tectibranches sont extrêmement abondants. Ils diminuent notablement durant le mois de juillet et ont à peu près complètement disparu au mois d'août. On en a donc conclu que les Tectibranches venaient à la côte pour pondre et qu'ensuite ils regagnaient les eaux profondes. La déduction n'est pas absolument logique, car, à part quelques exemplaires isolés, jamais on n'a ramené des profondeurs les espèces de la côte et depuis les recherches de Garstang (1890) et de Hecht (1895), nous savons que pour des Opisthobranches voisins, les Nudibranches, les choses se passent tout autrement. Les adultes pondent généralement et meurent ensuite sur la côte vers le mois d'avril ; les larves véligères écloses de ces pontes seraient entraînées au large, tomberaient au fond, y subiraient leurs transformations et les jeunes reviendraient graduellement vers le rivage pour y paraître en février suivant (1). La question se pose donc de savoir si les Tectibranches aussi sont des formes annuelles, ou si cette brièveté de la vie est caractéristique des Nudibranches.

Sur les côtes du Finistère, c'est en mai et en juin que s'effectue la ponte des Philines, des Bulles et des Aplysies. Occupons nous d'abord des Philines.

(1) Lorsque nous étudierons le développement, nous verrons que rien ne permet de supposer une telle évolution. L'habitat bien localisé des principales formes donne au contraire à penser que les larves véligères doivent rester à la côte dans la zone des marées où l'eau plus battue leur assure de meilleures conditions de vie. En supposant en effet que les larves soient entraînées au large, pour revenir ensuite à la côte, on ne comprendrait pas comment la dispersion de certaines espèces ne s'opère pas régulièrement comme pour tant d'autres animaux marins et pourquoi les mêmes espèces se retrouvent chaque année dans la même localité bien précise et jamais ailleurs.

Au commencement de juin les plages où elles vivent sont entièrement couvertes de pontes gélatineuses piriformes, dont l'extrémité effilée est fixée dans le sable (fig. 16). D'abord transparentes, elles prennent au bout de quelques jours une coloration jaune orangée qui les rend beaucoup plus apparentes. La présence de ces pontes est naturellement le meilleur signe qui puisse indiquer la présence des Philines en ce lieu. Les larves doivent éclore vers la fin juin, car dès la première marée de juillet on ne trouve plus que de rares pontes. Par contre, on trouve alors à foison, dans chaque flaque d'eau, des pontes gélatineuses sphériques et blanchâtres, que l'on pourra prendre à première vue pour des pontes de Philines, mais qui s'en distinguent facilement en ce qu'elles sont libres dans l'eau et ne sont pas reliées au sol par un pédicule ; ce sont des pontes de Lamellibranches. Reste à savoir ce que sont devenues les larves veligères issues des pontes de Philines.

Fig. 16. — Ponte de Philine, grandeur naturelle.

Il nous a été impossible de résoudre la question. Nous ne pensons pas toutefois, comme nous le disions précédemment, que ces larves émigrent vers les eaux plus profondes pour revenir ensuite à la côte, car nous ne pourrions alors comprendre comment les gisements de Philines puissent être aussi bien localisés. De plus, si tel était le cas, les plus petits spécimens se rencontreraient sur les plages plus profondes et les plus grands sur les points les plus élevés de la côte. Or nous savons qu'en réalité c'est le contraire qui a lieu. Nous avons à une même époque rencontré les plus petits spécimens sur la plage de Carantec qui est la plus élevée que nous ayons observée et les plus gros sur celle de Pempoul un peu plus profonde. Je ne tiens pas compte ici des volumineux exemplaires de Santec, vivant sur une plage beaucoup plus basse, car ici d'autres éléments doivent vraisemblablement intervenir : soit qu'il s'agisse d'une modification dans l'alimentation, ou d'un état particulier de l'eau, le gisement de Santec se trouvant dans la passe même de l'île de Batz en un point où l'eau est sans cesse renouvelée. Voyons donc ce qui se passe à Carantec où nous avons été plus à même de pouvoir observer.

Vers la mi juin les Philines n'y dépassent guère la dimension de

2 centimètres (fig. 17, C) et l'on trouve déjà au milieu d'elles de nombreuses pontes. Celles-ci disparaissent comme nous l'avons vu, vers la fin de juin. Le 25 juillet les petites Philines de Carantec ont fait

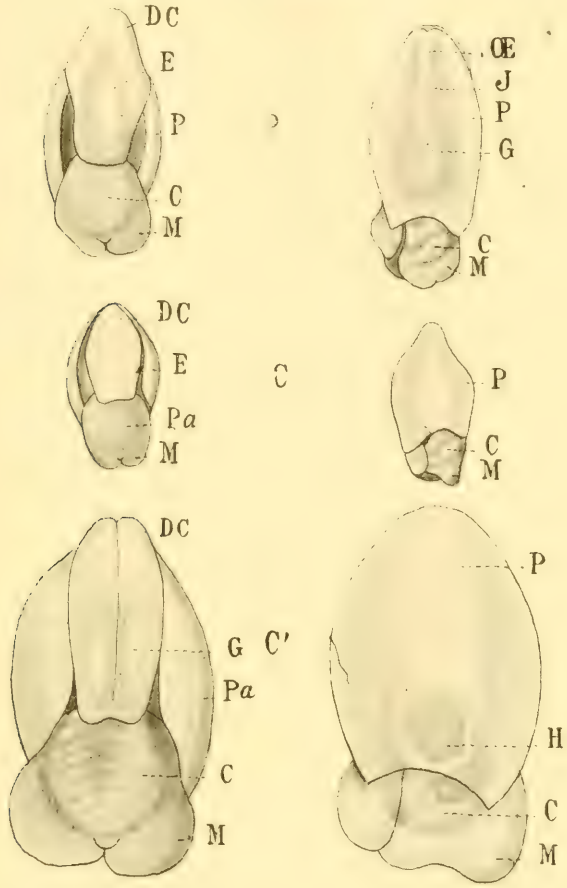



Fig. 17. — P, Philines de Pempoul, grosseur moyenne en juin ; C, grosseur moyenne des Philines récoltées sur la plage Blanche de Carantec le 15 juin ; C', les mêmes le 25 juillet ; DC, disque céphalique ; P, pied ; M, manteau ; ŒE, œsophage ; J, jabot ; G, gésier ; C, coquille ; H, masse hépatique ; ces derniers organes (ŒE, J, G, C, H) sont vus par transparence à travers le tégument.

place à des exemplaires adultes d'au moins 4 centimètres de longueur (fig. 17, C'), et l'on rencontre de nouvelles pontes en assez grande quantité. Il semble donc que les Philines se développent

assez rapidement et fournissent plusieurs pontes dans une même saison. Des observations faites à Pempoul n'ont pu que nous confirmer dans cette opinion. Mais nous pensons aussi qu'épuisées par les pontes successives les Philines adultes ne tardent pas à mourir. La Philine serait par conséquent annuelle. Nous avons bien rencontré vers la fin de juillet des Philines entraînées vers la pleine mer dans les ruisseaux des herbiers, mais c'étaient là de rares exceptions.

Il nous est arrivé beaucoup plus souvent d'en trouver de mortes à cette époque ou de rencontrer leurs coquilles, alors que nous n'en trouvions pas auparavant. Du reste ce qui se passe dans les aquariums où on les élève vient encore à l'appui de notre opinion. En effet tant que les Philines ne pondent pas, on peut les conserver facilement en captivité, mais dès que les pontes commencent à se montrer, elles meurent les unes après les autres et il faut visiter chaque matin les bacs et les récipients avec grand soin pour les débarrasser des cadavres. Peut être la ponte produit-elle une simple diminution de la résistance vitale de l'animal, qui ne peut plus alors résister aux causes multiples d'infection.

Ce que nous venons de dire des Philines nous l'avons observé également pour les Bulles et les Acères. Nous avons pu constater aussi leur croissance rapide ; la seule différence, c'est que les Bulles semblent mourir les premières, car dès le commencement de juillet nous avons trouvé dans les herbiers une grande quantité de coquilles de Bulles et le nombre de celles ci avait sensiblement diminué, tandis que vers la fin de juillet on trouvait encore beaucoup d'Acères et c'est même à ce moment que nous avons rencontré les plus gros exemplaires.

Résumé. — Nous sommes donc amenés à conclure que comme la plupart des Gastéropodes que l'on trouve à la grève, les Tectibranches y naissent, s'y développent, s'y reproduisent et quand ils meurent, y laissent leurs débris. Ce sont vraisemblablement des formes annuelles. Ils apparaissent au commencement du printemps et s'accroissent très rapidement en l'espace de quelques mois. Ils pondent par intermittence durant tout le temps de leur croissance et meurent vers le mois de juillet épuisés par les pertes de substances abondantes et répétées auxquelles donne naissance la ponte. Quant à ce qui se passe entre la mise en liberté des larves véligères et l'apparition des jeunes exemplaires, nous l'ignorons complètement.

Il y a évidemment là dans l'histoire de leur développement une

lacune qu'il serait d'autant plus intéressant de combler qu'elle se rencontre aussi dans le groupe très voisin des Nudibranches. Cette question ne pourra être résolue que le jour où l'on pourra élever les jeunes larves après le stade véligère et les conduire jusqu'à la forme adulte (1). Nous reviendrons du reste sur cette question en étudiant le développement.

(1) M. le professeur Pruvôt nous a dit avoir obtenu le développement complet de l'*Haminea* depuis l'œuf jusqu'à l'adulte. C'est là un résultat des plus intéressants et il est vraiment regrettable que le savant directeur du laboratoire de Banyuls n'ait pas cru devoir en faire l'objet d'un travail spécial, qui aurait certainement permis de résoudre le problème que nous avons dû laisser sans solution.

## CHAPITRE V

# EXTÉRIEUR ET COMPLEXUS PALLÉAL

Il serait fort intéressant de commencer ce travail par la description détaillée de l'extérieur des Tectibranches, ainsi que par l'étude des principaux organes que l'on rencontre dans la cavité palléale. Mais une semblable description nous conduirait trop loin et comme elle a été faite en grande partie par Gilchrist (1894) nous nous contenterons de résumer ici les principales modifications qui pourront nous être utiles dans la suite.

Fig. 18. — Coquille de *Philine aperta* vue par la face interne.

**Bulléens.**—Chez les Bulléens (fig. 20) le corps se trouve divisé en deux régions : l'une antérieure ou disque céphalique ; l'autre postérieure ou manteau. Le disque céphalique est dû à une adaptation de l'animal à la vie fouisseuse, adaptation à la suite de laquelle le tégument dorsal de la

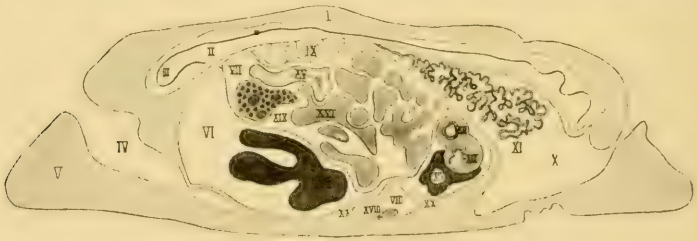



Fig. 19. — Coupe transversale passant par la partie moyenne de la région viscérale de *Philine aperta*. I, manteau ; II, cavité coquillière ; III, coquille ; IV, sillon palléo-pédieux ; V, parapodie ; VI, région génitale de la cavité viscérale ; VII, région hépatique de la cavité viscérale ; VIII, extrémité postérieure de la cavité céphalique ; IX, rein ; X, cavité palléale ; XI, branchie ; XII, canal copulateur ; XIII, vagin ; XIV, partie terminale de la glande de la glaire ; XV, intestin ; XVI, foie ; XVII, glande de la glaire ; XVIII, muscle rétracteur ; XIX, glande hermaphrodite ; XX, diaphragme.

tête s'est épaissi, en même temps que les organes des sens cépha-

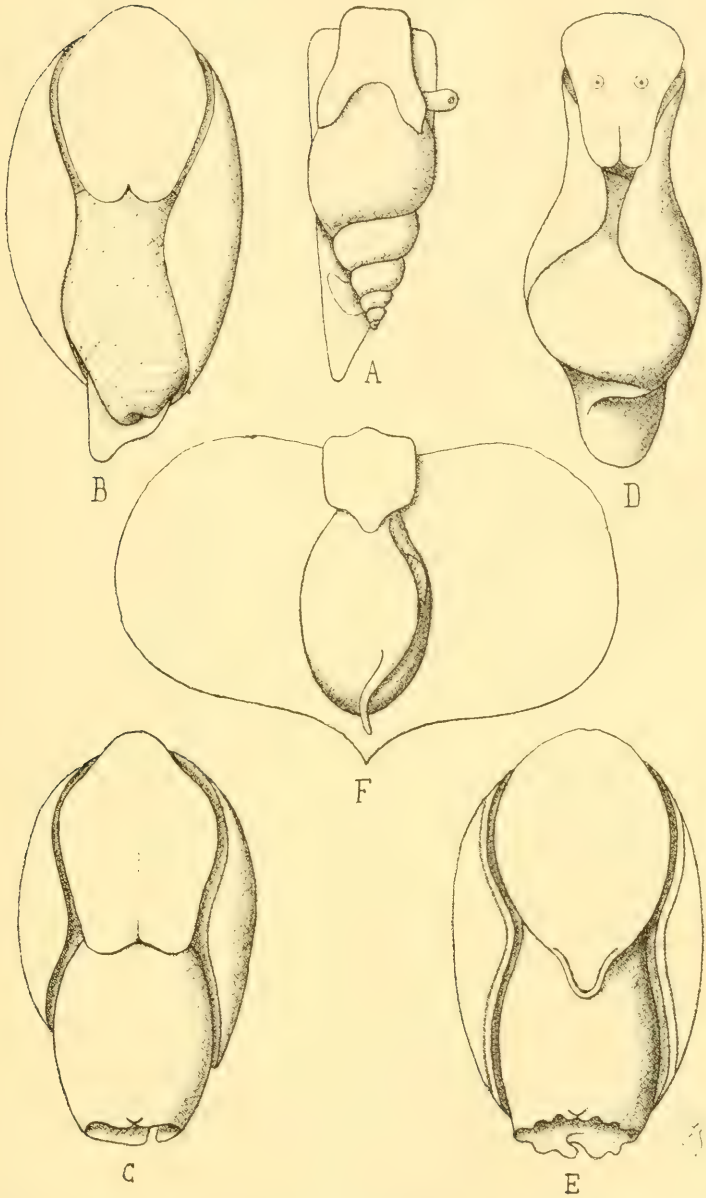



Fig. 20. — Bulléens : A, Actéon ; B, *Scaphander* ; C, Philine ; D, Bulle ; E, *Doridium* ; F, *Gastropteron*.

liques semblent avoir disparu pour échapper à une destruction certaine. Mais en réalité ils se sont simplement modifiés et nous verrons plus tard ce qu'ils sont devenus.

Le manteau est la partie du tégument dorsal qui recouvre la cavité viscérale et la cavité respiratoire. Chez les formes les plus ancestrales ce manteau sécrète une coquille externe spiralée *(Actæon, Scaphander, Bulla, Haminea)*.

La coquille, épaisse et résistante chez les deux premiers genres, devient mince et fragile chez les deux derniers. Mais si l'on s'adresse à des formes plus spécialisées, on voit la coquille subir un

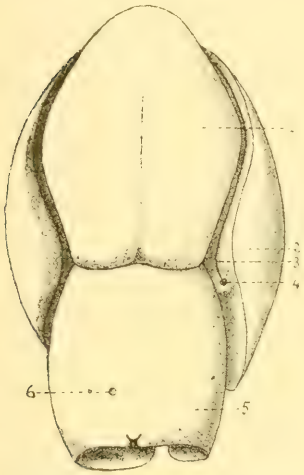



Fig. 21. — Philine vue par la face dorsale. 1, disque céphalique ; 2, parapodie ; 3, gouttière génitale ; 4, orifice génital commun ; 5, manteau ; 6, orifice de la cavité coquillière.

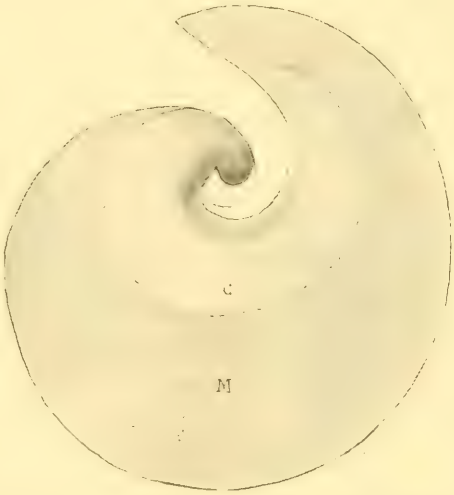



Fig. 22. — Coquille de *Doridium depictum*, grossie environ cinq fois ; C, partie incrustée de calcaire ; M, partie membraneuse.

arrêt de développement (fig. 18) et devenir interne *(Philine)*. Elle est alors située dans une cavité coquillière renfermée dans l'épaisseur du manteau (fig. 19, III), cavité qui communique toujours avec l'extérieur par un orifice plus ou moins large (fig. 21, *6*). Mais cette coquille interne, encore encroûtée de calcaire chez la *Philine*, ne tarde pas à se réduire à une mince pellicule jaunâtre présentant simplement un léger épaississement calcaire au point qui correspond au sommet de la spire *(Doridium* fig. 22, et *Gastropteron)*.

Le pied est simplement très développé chez l'Actéon, mais les bords latéraux, chez les autres Bulléens, se relèvent vers la face

dorsale et subissent un épaississement considérable. Ils constituent les *parapodies* qui, chez les genres *Scaphander*, *Philine* et *Doridium*, ne semblent pas avoir d'autre rôle que de protéger les côtés du corps. Toutefois, chez *Bulla* qui est une forme plutôt rampante que fouisseuse les parapodies constituent deux lames minces qui viennent recouvrir dorsalement la coquille. Nous retrouverons cette même disposition chez les Aplysiens et elles prennent encore un plus grand développement chez *Gastropteron* et chez *Acera* où elles constituent les deux grandes nageoires latérales qui permettent à l'animal de venir nager à la surface de l'eau.

La cavité palléale qui s'ouvrait vers l'extrémité antérieure du corps chez les Prosobranches se trouve reportée sur le côté droit. L'orifice d'entrée de cette cavité se trouve situé à droite et en avant ; l'orifice postérieur à droite et en arrière.

Les organes situés dans la cavité palléale sont : l'osphradion, la branchie, l'orifice rénal, l'anus, la glande palléale, la glande hypobranchiale. L'osphradion est un organe des sens destiné vraisemblablement à apprécier les qualités de l'eau qui va servir à la respiration. Il est donc situé immédiatement en arrière de l'orifice palléal, en avant de l'insertion antérieure de la branchie (fig. 23, *4*). Cette position est invariable chez tous les Tectibranches.

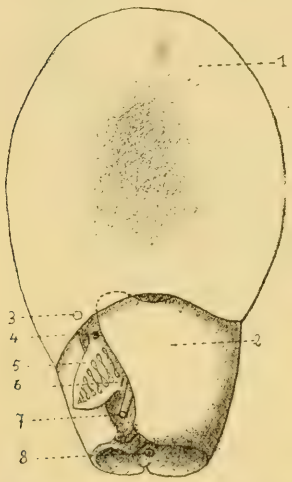



Fig. 23. — Philine vue par la face ventrale ; 1, sole pédieuse ; 2, face inférieure du manteau ; 3, orifice génital supposé vu par transparence ; 4, osphradion ; 5, branchie ; 6, pore rénal ; 7, anus ; 8, fossette glandulaire.

Il n'en est pas de même de la direction de la branchie qui varie chez les principaux types (fig. 24). Cette direction est d'autant plus importante qu'elle est en rapport direct avec la position du cœur. Chez *Actæon* la branchie est située parallèlement à l'axe longitudinal du corps et son extrémité libre est dirigée en avant. Le vaisseau efférent se dirige en arrière et vient se jeter dans l'oreillette du cœur située en avant du ventricule. L'Actéon est donc une forme nettement prosobranche. Chez *Scaphander* et *Haminea* la branchie est perpendiculaire à l'axe longitudinale du corps, son extrémité libre se trouvant à droite. Le cœur est

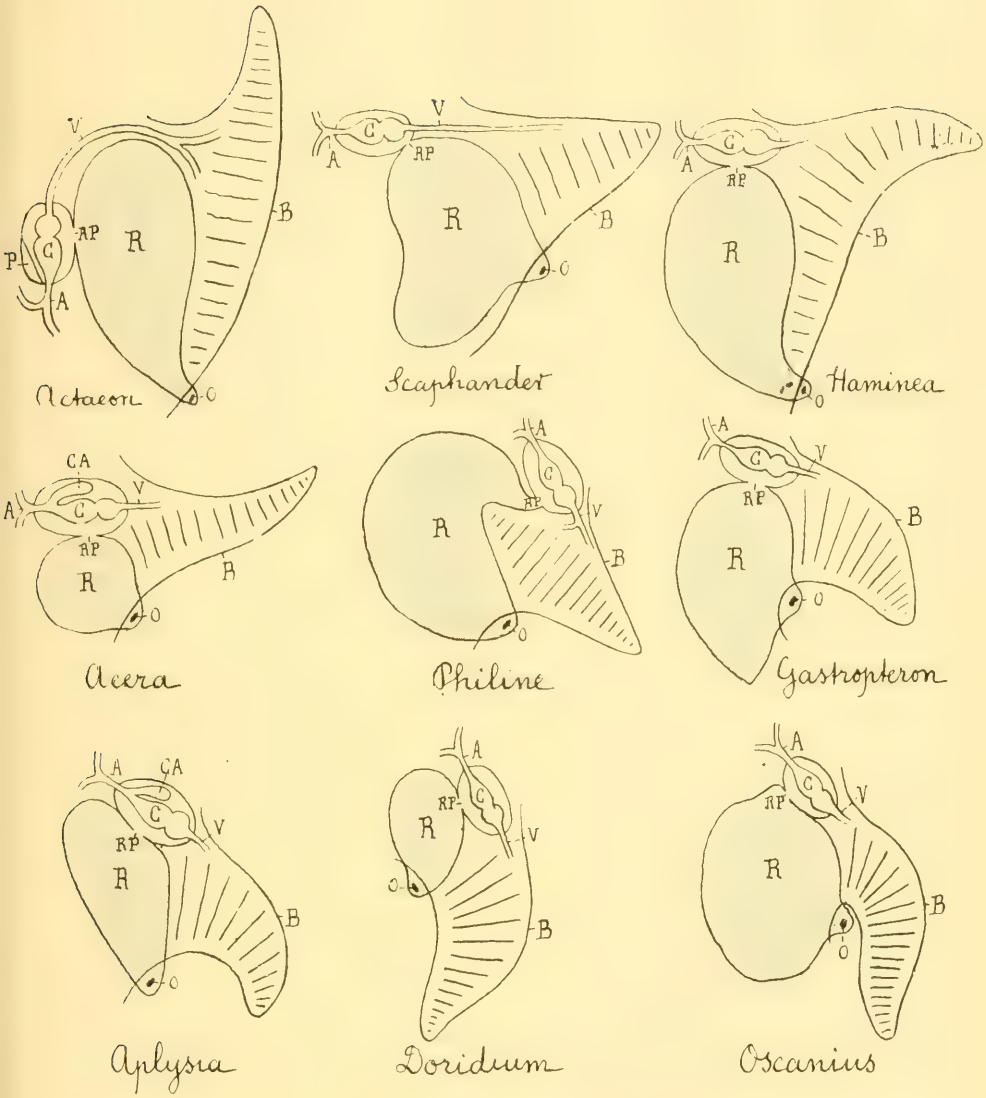



Fig. 24. — Direction de la branchie chez les principaux types ; ses rapports avec le cœur et avec le rein. A, aorte ; B, branchie ; C, cœur ; CA, *crista aortae* ; O, orifice rénal ; P, glande péricardique ; R, rein ; RP, orifice réno-péricardique ; V, veine branchiale.

également transversal, légèrement prosobranche chez *Scaphander*, tandis que chez *Haminea* l'oreillette se trouve légèrement en arrière du ventricule, ce qui constitue un commencement d'opisthobranchialité. Chez *Philine* (fig. 23) et chez *Gastropteron* (fig. 26) l'extrémité libre de la branchie s'incline de plus en plus en arrière et enfin chez *Doridium* la branchie devient parallèle à l'axe longitudinal du corps, mais son extrémité libre au lieu d'être dirigée en avant, comme chez *Actæon*, est dirigée nettement en arrière (fig. 25). Nous avons donc chez les Bulléens toutes les formes de passage entre les Prosobranches et les Opisthobranches. Nous verrons plus tard, en étudiant le système nerveux, qu'ils montrent aussi toutes les formes de passage entre les Streptoneures et les Euthyneures.

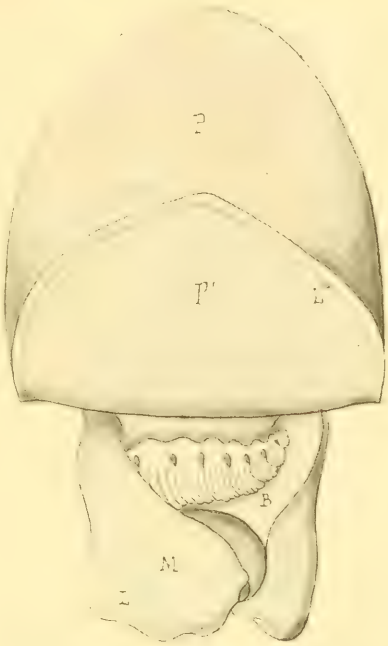



Fig. 25. — *Doridium depictum* vu par la face ventrale ; l'extrémité postérieure de la sole pédieuse a été repliée en avant pour montrer la branchie. Celle-ci a été relevée pour être plus visible, mais normalement elle occupe la dépression qui se trouve au-dessous d'elle, de sorte qu'elle est fortement oblique en arrière et non transversale comme sur ce dessin. L, ligne pigmentée faisant le tour du pied et du manteau ; P, P', sole pédieuse ; B, branchie.

Le rein (fig. 24, R) se trouve toujours en rapport avec la base de la branchie et l'orifice rénal est toujours situé ventralement au niveau du point d'attache postérieur de cette branchie.

Plus en arrière on observe l'anus. Les excreta provenant du rein et du tube digestif sont donc expulsés dans la cavité palléale en arrière de la branchie et, sans risquer de souiller cette dernière, ils sont entraînés au dehors par l'orifice palléal postérieur en même temps que l'eau qui a servi à la respiration.

Les cellules glandulaires de la cavité palléale se localisent en deux points particuliers de manière à constituer la glande palléale

et la glande hypobranchiale. La glande palléale se trouve située à la face inférieure du bord libre du manteau. La glande hypobranchiale occupe au contraire le plancher de la cavité respiratoire. La glande palléale semble seule bien développée chez les Bulléens ; quant à la glande hypobranchiale elle ne paraît exister que chez les genres *Bulla* et *Haminea*. Ces glandes sont des organes de défense destinés à sécréter un liquide coloré et odorant analogue à la pourpre des Prosobranches.

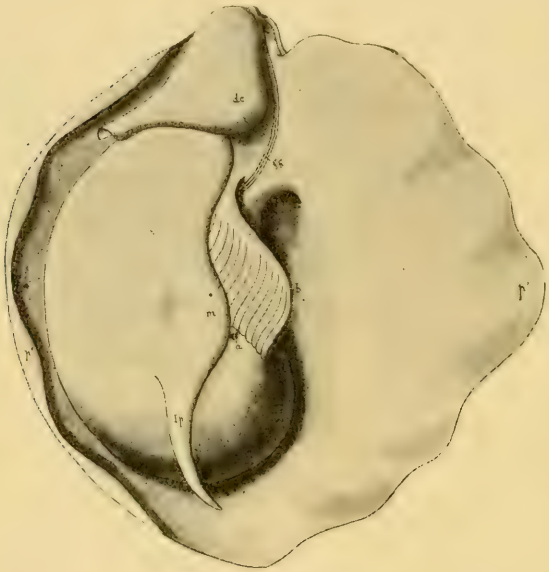



Fig. 26. — *Gastropteron*, profil ; *a*, anus ; *b*, branchie ; *de*, disque céphalique ; *gg*, gouttière génitale ; *lp*, lobe palléal postérieur ; *m*, manteau ; *p'*, parapodies.

Enfin nous devons signaler la présence en arrière de la cavité palléale d'un cœcum glandulaire que l'on doit considérer comme le prolongement de la cavité palléale. C'est un simple organe rudimentaire correspondant vraisemblablement à la région postérieure droite de la cavité palléale des Prosobranches. Ce cœcum très volumineux chez l'*Actæon* et le *Scaphander* (pl. I et II) s'enroule en spirale dans la coquille avec le tortillon viscéral. Mais il ne semble pas exister chez les autres Bulléens, sauf toutefois chez *Gastropteron* (fig. 26) où il s'effile en un long prolongement flagelliforme qui pend en arrière du corps.

**Aplysiens.** — Chez les formes primitives (fig. 27, A) on observe encore un semblant de disque céphalique, mais celui ci est moins épaissi et se continue directement en arrière avec les téguments du manteau. C'est du moins ce que l'on observe chez *Acera* que l'on a coutume de ranger parmi les Bulléens, mais que nous considérons

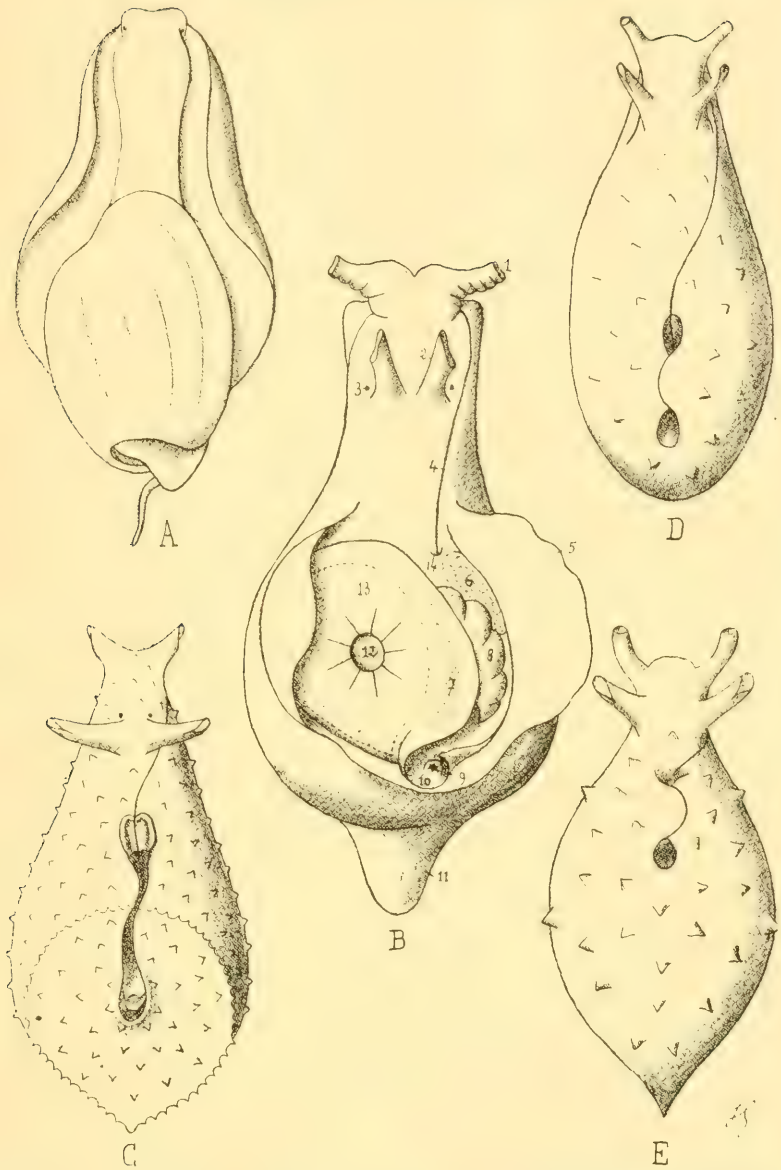



Fig. 27. — Aplysiens. A, *Acera* ; B, *Aplysia* ; 1, tentacule labial ; 2, rhinophore ; 3, œil : 4, gouttière génitale ; 5, parapodie ; 6, glande hypobranchiale ; 7 glande palléale ; 8, branchie ; 9, anus ; 10, siphon ; 11, pied : 12, orifice du manteau laissant voir la coquille ; 13, manteau renfermant la coquille limitée par une ligne pointillée ; 14, orifice génital ; C, *Dolabella* ; D. *Aplysiella* ; E, *Notarchus*.

dans ce travail comme étant un Aplysien. L'*Acera* en effet ne peut être considéré comme une forme fouisseuse au même titre que la *Philine ;* il vit dans la vase superficielle des herbiers et ne s'y enfonce qu'à la condition que cette vase soit extrêmement meuble. Les mœurs de cet animal nous ont montré qu'on doit le considérer comme une forme rampante et nageuse. Le disque céphalique s'atrophie donc et les organes des sens, comme nous le verrons plus tard, commencent à se spécialiser. Il existe une coquille spiralée (fig. 28), mais fragile, rappelant celle de l'*Haminea*, une branchie et un cœur placés transversalement comme chez *Scaphander* et *Haminea* et enfin un cœcum palléal postérieur flagelliforme rappelant celui du *Gastropteron*. Les parapodies, plus développées que chez l'*Haminea*, rappellent de très près les nageoires du *Gastropteron* et permettent aussi à l'*Acera* de mener une existence pélagique.

Fig. 28. — Coquille d'*Acera bullata* vue par la face ventrale. Grandeur naturelle

Chez les Aplysies (fig. 27) il ne reste plus aucune trace de disque céphalique et les organes sensoriels de la tête peuvent acquérir un grand développement. La branchie et le cœur deviennent nettement opisthobranches (fig. 24) et l'orifice palléal postérieur se prolonge en un siphon comparable au siphon des Prosobranches et par où sont éliminés les excreta et l'eau de la respiration. Enfin la coquille membraneuse et externe chez *Acera* (fig. 29) s'atrophie pour devenir membraneuse et interne chez *Aplysia* (fig. 30) et disparaît presque chez *Notarchus* quand les parapodies ont pris leur maximum de développement et peuvent protéger les viscères.

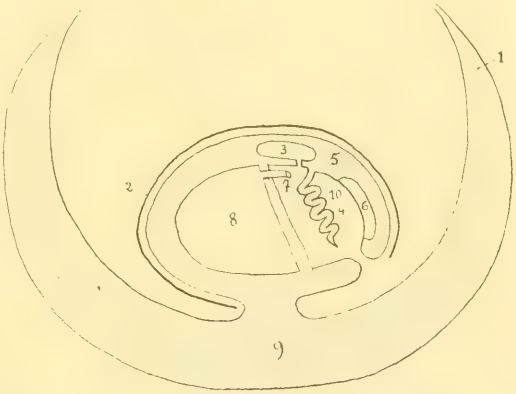



Fig. 29. — Coupe transversale de la moitié postérieure du corps de *Acera* ; 1, parapodie ; 2, coquille ; 3, rein ; 4, branchie ; 5, manteau ; 6, glande palléale ; 7, anus ; 8, masse viscérale ; 9, pied ; 10, cavité palléale.

Ces parapodies, d'abord complètement libres chez l'*Aplysia fasciata* forme nageuse, se soudent progressivement d'arrière en avant à mesure que se produit la réduction de la coquille, ce que l'on peut observer peu à peu chez *Aplysia depilans*, *Aplysia punctata* et *Aplysiella*, jusqu'à ce que finalement elle constitue autour du corps de l'animal un sac rétractile ouvert en avant (fig. 31). Il en résulte ainsi chez *Notarchus* un nouvel appareil qui joue à la fois le rôle d'organe de protection vis-à-vis des viscères pour remplacer la coquille devenue rudimentaire (Vayssière 1882) et le rôle d'organe locomoteur. En effet les contractions de ce sac musculaire, en chassant violemment l'eau en avant, produisent nécessairement le recul en arrière de l'animal qui nage ainsi à la façon d'un Céphalopode. Les organes palléaux sont à peu près identiques à ceux des Bulléens et occupent absolument la même position. Mais le cœcum postérieur a disparu et les glandes palléale et hypobranchiale ont pris un grand développement et sont devenues des organes défensifs très importants.

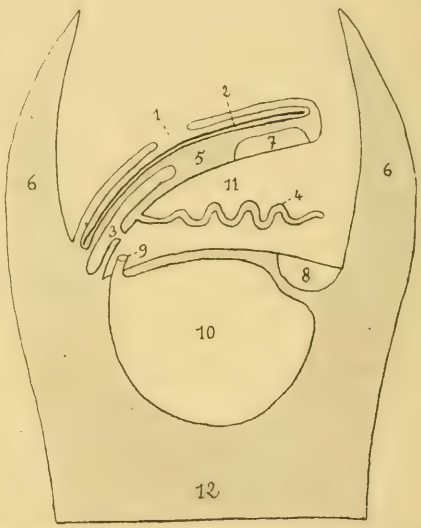



Fig. 30. — Coupe transversale passant par la moitié postérieure du corps de *Aplysia*, d'après Gilchrist ; 1, orifice de la cavité coquillière ; 2, coquille ; 3, rein ; 4, branchie ; 5, manteau ; 6, parapodie : 7, glande palléale ; 8 glande hypobranchiale ; 9, anus ; 10, masse viscérale ; 11, cavité palléale ; 12, sole pédieuse.

**Pleurobranchéens.**—Les Pleurobranchéens étant des animaux qui vivent généralement fixés, le pied va prendre chez eux un grand développement et les organes palléaux, n'ayant plus besoin d'être protégés, puisque l'animal ne se déplace pas, la cavité palléale va disparaître (*Tylodina* et *Umbrella*). Chez ces deux genres on observe encore une coquille patelliforme, mais bientôt la coquille va devenir interne (*Pleurobranchus*) et se réduire à une simple membrane flexible (*Oscanius*). La tête s'atrophie également et le tégument

dorsal se réduit bientôt au manteau (*noteum*). Mais si la cavité palléale a disparu, il n'en est pas de même des organes palléaux qui ont subsisté pour la plupart. Seul l'osphradion n'existe plus, étant devenu inutile par suite de la suppression de la cavité palléale. Du reste celle-ci a été remplacée en réalité par le sillon palléo-pédieux droit qui peut constituer un véritable canal lorsque les bords du pied se relèvent vers le manteau (fig. 12, A). Or en avant de ce sillon se trouve le rhinophore droit qui est en forme de cornet (fig. 2) et que l'eau doit traverser dans toute sa longueur avant d'arriver à la branchie. Le rhinophore doit remplir vraisemblablement la même fonction que l'osphradion, car chez tous les Pleurobranchéens l'osphradion a disparu, sauf toutefois chez le genre *Tylodina* que l'on a coutume de considérer comme étant le plus primitif de ce groupe.

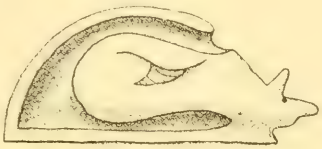


Fig. 31. — *Notarchus punctatus* ; coupe longitudinale (d'après Pelseneer).

Pelseneer a du reste montré que le développement des rhinophores et le développement de l'osphradion chez les Opisthobranches sont toujours en rapport indirect l'un avec l'autre.

Si l'on étudie la série des Pleurobranchéens en partant du plus primitif pour remonter jusqu'au plus différencié, on constate que malgré la disparition de la cavité palléale et de la coquille, le manteau n'en subit pas moins un développement de plus en plus considérable. Ceci n'a plus lieu de nous étonner depuis que de Lacaze-Duthiers (1859), dans son important mémoire sur le Pleurobranche a montré l'importance que joue le manteau dans la respiration.

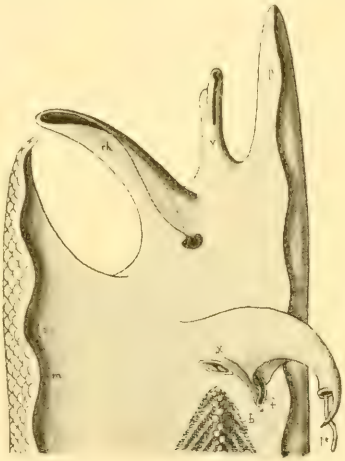


Fig. 32. — Moitié antérieure droite grossie d'*Oscanius membranaceus* : *v*, voile; *rh*, rhinophore; *m*, noteum ou manteau ; *p*, sole pédieuse ; *pe*, pénis ; ♀, orifice femelle ; *x*, orifice mettant en communication l'appareil circulatoire avec l'extérieur ; *b*, branchie.

**Nudibranches.** — Un pas de

plus est fait chez les Nudibranches où la branchie disparait totalement, tandis que l'importance respiratoire du manteau va sans cesse en augmentant. Ce manteau va pouvoir donner naissance à des appendices dorsaux très variés qui vont jouer un rôle important dans la respiration, mais que l'on ne peut comparer morphologiquement à la branchie des Prosobranches ou des autres Opisthobranches.

Résumé. — Nous voyons donc que par l'étude des caractères extérieurs nous sommes amenés à diviser les Opisthobranches en deux grands groupes : l'un qui comprend les Bulléens et les Aplysiens et qui est caractérisé par la présence d'une cavité palléale et d'un osphradion ; l'autre qui comprend les Pleurobranchéens et les Nudibranches et est caractérisé par l'absence d'une cavité palléale et d'un osphradion et par l'importance du rôle respiratoire du manteau, ce que nous pouvons résumer dans le tableau suivant :

| | | |
|---|---|---|
| Opisthobranches | Pleurocœles (cavité palléale latérale) | Céphalaspides ou Bulléens |
| | | Anaspides ou Aplysiens |
| | Acœles (pas de cavité palléale) | Pleurobranches |
| | | Dermatobranches |

Nous insisterons ici sur ce fait, c'est que le plus primitif des Tectibranches (*Actæon*) est franchement prosobranche et que dans la série des Tectibranches nous trouvons déjà tous les termes de passage entre les Prosobranches et les Opisthobranches.

Quant au disque céphalique, nous verrons que c'est une simple modification due à l'adaptation des Bulléens à la vie fouisseuse.

## CHAPITRE VI

# TUBE DIGESTIF

Pour mieux comprendre les rapports du système nerveux, donnons d'abord quelques renseignements sur le tube digestif des Opisthobranches.

Le tube digestif se compose du bulbe pharyngien, du jabot, du gésier, de l'estomac et de l'intestin.

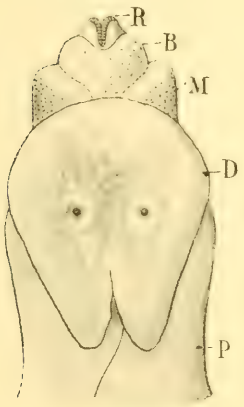
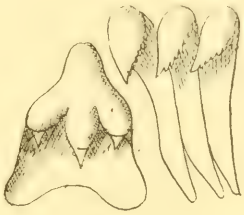



Fig. 33. — Extrémité antérieure d'*Haminea navicula ;* trompe dévaginée. B, bulbe pharyngien ; D, disque céphalique; M, trompe; P, parapodie ; R, radula.

**Bulléens et Aplysiens.** — Le bulbe pharyngien est une masse musculaire

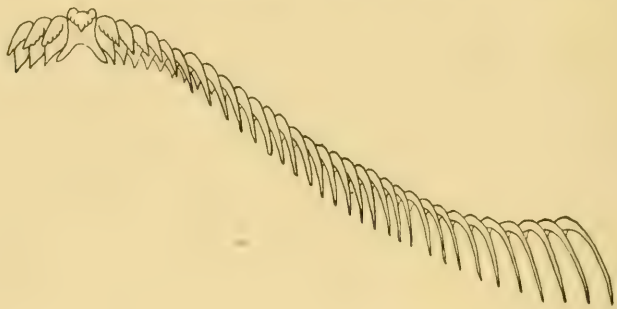


n + 1 + n.

Fig. 34. — Région médiane de la radula de *Haminea navicula.*

plus ou moins volumineuse qui fait suite à la bouche. La partie antérieure peut se dévaginer en dehors pour constituer une véritable trompe et permettre aux pièces cornées intérieures de se présenter au niveau de l'orifice buccal (fig. 33). Ces pièces cornées comprennent les mâchoires et la radula. Les mâchoires sont constituées par deux plaques cornées situées de part et d'autre de la bouche et formant à ce niveau un anneau presque complet. La radula est située à la région postérieure et ventrale du bulbe pharyngien au-dessus d'une puissante masse musculaire qui constitue la masse radulaire. La radula se compose de petites dents cornées

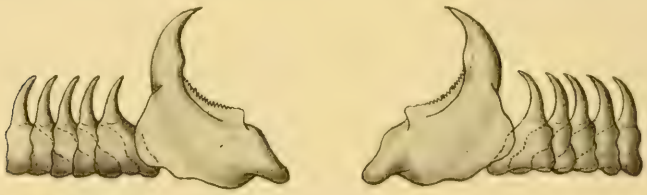
qui se présentent sous deux types bien distincts. Chez les herbivores (Aplysiens et Bulles, fig. 34) la radula est complète, c'est à dire qu'elle se compose d'une dent rachidienne médiane et de dents latérales en nombre généralement très considérable. Les crochets dont sont armées ces dents sont dirigés en avant et comme il existe de nombreuses rangées de dents et que la radula



n + 1 + n.

Fig. 35. — Radula de la *Acera bullata ;* moitié latérale (d'après Meyer et Möbius).

se meut d'arrière en avant il en résulte que l'ensemble de ces dents constitue une véritable râpe très bien armée pour réduire en particules très fines les petits fragments d'Algue qui auraient été saisis entre les mâchoires. Une semblable radula se rencontre chez *Haminea* (fig. 34), *Acera* (fig. 35) et chez tous les Aplysiens.

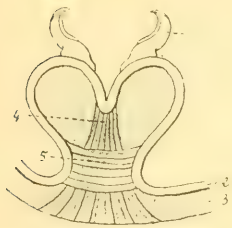


n + 0 + n.

Fig. 36. — Une rangée transversale de la radula du *Gastropteron.*

Chez les Tectibranches carnivores, au contraire, la radula est beaucoup plus simple. Elle se compose uniquement de quelques dents latérales en forme de crochets et dont la pointe est dirigée vers le rachis généralement inerme. Mais la plus interne de ces dents, qui a reçu le nom de dent intermédiaire, prend un très grand développement. Il en résulte donc au centre de la radula deux rangées longitudinales de dents très puissantes à pointes

dirigées l'une vers l'autre et constituant ainsi un appareil très bien disposé pour saisir et déchirer les chairs de la victime. C'est ce que l'on observe par exemple chez le *Gastropteron* (fig. 36).




1 + 0 + 1

Fig. 37.— Bulbe radulaire de Philine; 1, dent de la radula ; 2, épithélium buccal, 3, tissu conjonctif ; 4, muscle rétracteur et 5, muscle tenseur de la radula.

Mais si nous nous adressons à des animaux de plus en plus carnivores, nous voyons les dents latérales disparaître complètement. C'est ce qui existe chez *Scaphander*, mais ce dernier étant une forme primitive, il existe encore un rudiment de dent rachidienne. Celle-ci disparaît chez la Philine (fig. 37). Enfin chez une forme tout-à-fait carnivore, le *Doridium*, la dent intermédiaire elle-même a disparu de sorte qu'on n'observe plus la moindre trace de radula. Son emplacement seul se trouve indiqué par un sillon situé à la région postéro-ventrale du bulbe (fig. 47).

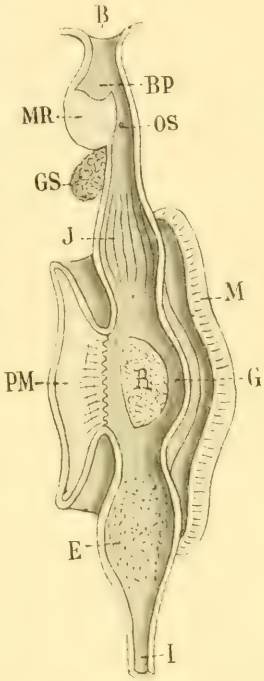



Fig. 38. — Région antérieure du tube digestif de *Philine aperta* en section longitudinale; B, bouche ; BP, bulbe pharyngien ; MR, masse radulaire ; OS, orifice salivaire ; GS, glande salivaire ; J, jabot ; M, muscle dorsal reliant les deux plaques masticatrices latérales ; PM, plaque mascicatrice ; R, portion rugueuse interne de la plaque masticatrice ; G, cavité du gésier ; E, estomac ; I, intestin.

Le bulbe pharyngien se continue en arrière par l'œsophage. Celui-ci est un organe très musculaire. Chez les carnivores sa lumière est de forme triangulaire, l'un des côtés étant ventral et les deux autres dorso-latéraux. Chez les herbivores au contraire la lumière est de forme arrondie et présente un très grand nombre de replis.

La région postérieure de l'œsophage se dilate en un jabot. Celui-ci, peu développé chez les carnivores (*Actæon* et Bulléens), prend au contraire une très grande extension chez les herbivores et chez les Aplysiens, par exemple, il constitue une vaste poche très dilatable pouvant renfermer une très grande quantité de nourriture.

Immédiatement après le jabot le tube digestif produit un rétrécissement annulaire, puis se dilate rapidement pour constituer le gésier (fig. 38). Ce gésier est en principe une masse musculaire

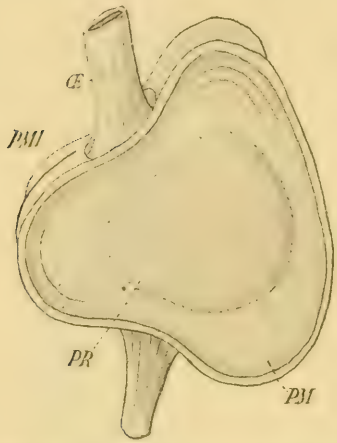



Fig. 39. — Gésier de *Scaphander lignarius* ; OE, œsophage ; PM, plaque masticatrice gauche ; PR, portion rugueuse de la plaque masticatrice ; PMI, plaque masticatrice impaire.

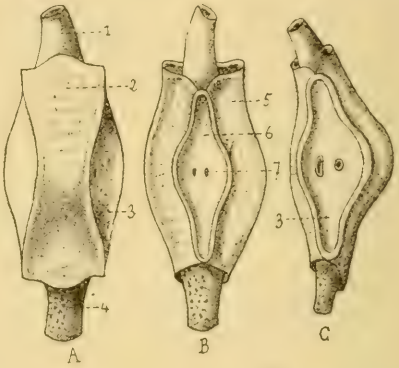



Fig. 40. — Gésier de Philine. A, face dorsale ; B, face ventrale ; C, face latérale. 1, œsophage ; 2, muscle dorsal reliant les plaques masticatrices paires 3 ; 4, intestin ; 5, muscles ventraux ; 6, plaque masticatrice impaire ; 7, orifices nourriciers de la plaque.

armée intérieurement de pièces calcaires destinées à broyer et à triturer les aliments. Mais il est construit aussi suivant deux types bien distincts.

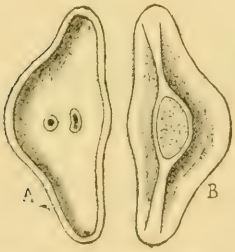



Fig. 41. — Plaque dorso-latérale du gésier de la Philine ; A, face externe ; B, face interne.

Chez les carnivores, qui, comme le *Scaphander* (fig. 39) et la Philine (fig. 40, 41 et 42), ne craignent pas de s'attaquer à d'autres Gastéropodes et à des animaux très résistants, le gésier constitue un puissant appareil broyeur qui occupe la plus grande partie de la cavité céphalique. Il est formé par trois plaques calcaires reliées entre elles par des muscles courts et puissants. De ces trois plaques calcaires il en existe deux plus grosses qui occupent les faces dorso-latérales et une plus petite qui occupe la face ventrale.

Fig 42. — Petite plaque ventrale ; A, face interne ; B, face externe.

Ces plaques présentent des formes différentes chez chaque espèce, formes dont on pourra facilement se rendre compte sur les figures ci-jointes (fig. 41 et 42). Elles ont du moins ce caractère commun d'être lisses et concaves par la face externe, rugueuses et convexes par la face interne.

Cette face rugueuse est absolument libre dans la cavité du gésier et sert à broyer les aliments, la muqueuse intestinale se repliant autour de la dent pour venir l'englober complètement. Il en résulte que les plaques calcaires se trouvent comprises en réalité dans la cavité digestive, alors qu'elles semblent incluses dans la paroi même du gésier. Enfin il est bon de noter que par suite de son trop grand développement dorso ventral, le gésier, pour tenir dans la cavité céphalique, doit s'incliner sur le côté droit. La plaque droite devient dès lors ventrale, la plaque gauche dorsale et la plaque ventrale se trouve située à gauche. Ce caractère n'a pas grande importance pour le moment, mais nous aurons à le signaler lorsque nous parlerons du système nerveux, parce qu'il va jouer un grand rôle dans la détorsion de la commissure palléo-viscérale.

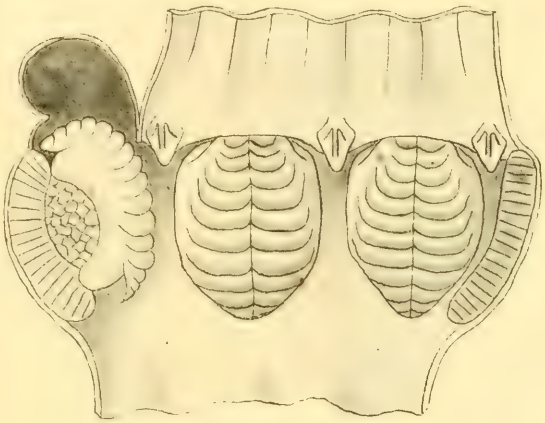


Fig. 43. — Gésier d'*Haminea navicula* ouvert.

Chez les genres *Bulla* et *Haminea* (pl. V, *gs*) le gésier moins développé et cylindrique rappelle par sa forme une bourse de quêteuse et offre trois bosselures dues à la présence des trois plaques, mais celles-ci sont d'égale dimension et entre elles on observe antérieurement trois mamelons sur chacun desquels sont implantées deux petites dents chitineuses (fig. 43). La pointe de ces dents est tournée vers l'orifice du gésier, de sorte que les aliments provenant du jabot sont retenus en ce point et forcés de passer au niveau des plaques masticatrices pour être broyés. Nous avons donc ici trois grandes dents masticatrices et six petites et cette multiplication des dents va aller en s'accentuant au fur et à mesure que nous allons nous adresser à des formes de plus en plus herbivores.

Chez l'Aplysie en effet le gésier (pl. VII, 22) est constitué par un épaississement musculaire du tube digestif tapissé intérieurement par des dents chitineuses dont le nombre varie avec chaque espèce. Ces dents sont simplement encastrées dans des alvéoles peu profondes de l'épithélium, aussi se détachent-elles avec une grande facilité. Elles sont en forme de pyramide à pointes plus ou moins recourbées en arrière. Quand l'estomac est clos les dents sont en contact, leurs extrémités se plaçant entre les dents du côté opposé, comme les dents de deux roues à engrenage. La contraction des muscles circulaires de la paroi produira donc une trituration parfaite des aliments. La région postérieure du gésier de l'Aplysie (pl. VII, 23) se trouve tapissée par de nombreuses petites dents à pointes dirigées en avant, comme chez les Bulles, et qui servent à retenir les aliments de manière à ce qu'ils n'arrivent que graduellement dans la dernière dilatation du tube digestif. Le gésier de *Notarchus punctatus* (fig. 44 et 45). est presque identique à celui de *Acera bullata* (fig. 46) et d'*Aplysia*.

Fig. 44. — Région antérieure du tube digestif de *Notarchus punctatus*. B, bouche ; BP, bulbe pharyngien ; D, diaphragme ; E, estomac ; G, G', G'', gésier ; GS, glandes salivaires ; H, orifices hépatiques ; I, intestin ; J, jabot ; NG, nerf génital ; NO, nerf osphradial ; O, osphradion ; P, ganglions pédieux ; PL, ganglions pleuraux ; PV, ganglions palléo-viscéraux.

Le gésier n'existe pas chez *Actæon*, chez *Doridium* et chez *Gastropteron*.

D'après Amaudrut, le gésier des Tectibranches correspondrait morphologiquement au jabot des Prosobranches. Nous ne nous rallierons cependant pas aux conclusions de cet auteur, qui ne nous paraissent pas suffisamment démontrées. Nous avons vu qu'il existe aussi chez les

Tectibranches un jabot qui, de par sa position et ses rapports avec les organes voisins, nous semble bien correspondre au jabot des Prosobranches. Le gésier serait donc un organe de nouvelle formation. Reste à savoir s'il appartient à l'intestin antérieur ou à l'intestin moyen. Or les glandes salivaires qui appartiennent certainement à l'intestin antérieur ne dépassent jamais la limite postérieure du jabot ; il semble donc que le gésier appartienne au segment suivant du tube digestif, c'est-à-dire à l'intestin moyen. Le développement des Tectibranches montre en effet que le gésier et l'estomac se développent aux dépens de l'archentéron. Nous nous rallierons à cette manière de voir et nous considérerons dans le tube digestif des Tectibranches trois portions : l'intestin antérieur qui comprend le bulbe, l'œsophage et le jabot, qui naît du stomodeum ; l'intestin moyen qui comprend le gésier, l'estomac et l'intestin et naît de l'archentéron ; et enfin l'intestin postérieur qui comprend le rectum et naît du proctodeum. L'intestin moyen est seul d'origine endodermique ; l'intestin antérieur et l'intestin postérieur d'origine ectodermique.

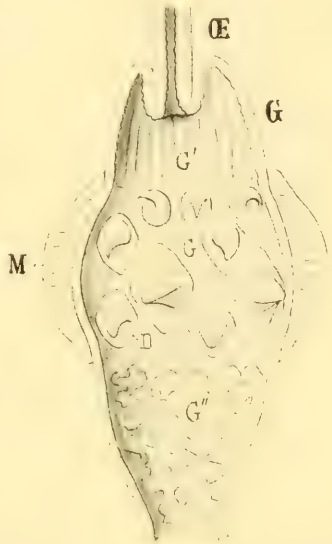



Fig. 45. — Gésier de *Notarchus punctatus* ouvert. OE, œsophage ; G', région antérieure du gésier ; G, gésier proprement dit ; G'', région postérieure du gésier ; D, dent masticatrice ; M, muscles circulaires du gésier.

Après le gésier, le tube digestif se rétrécit de nouveau pour se dilater bientôt en une dernière cavité qui est l'estomac. Celui-ci occupe la région diaphragmatique et peut se trouver compris en partie dans chacune des cavités céphalique et viscérale. Mais en général l'estomac occupe la région antérieure de la cavité viscérale et est généralement compris dans l'intérieur même de la masse hépa

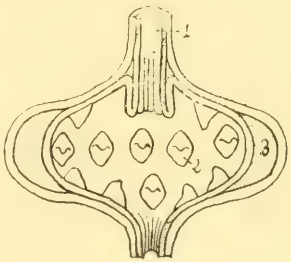



Fig. 46. — Gésier de *Acera bullata* ouvert. 1, œsophage ; 2, dent ; 3, muscles.

tique. Les parois de l'estomac sont très minces et peu glandulaires. Les canaux hépatiques débouchent par plusieurs orifices, soit dans sa partie moyenne, soit dans sa partie terminale. C'est donc dans cette cavité que commence vraiment la digestion, ce qui nous explique les nombreux replis et la riche vascularisation de ses parois (1). Chez les Aplysies l'estomac s'allonge latéralement en un long cœcum (pl. VII, *25*) où séjournent un peu les aliments, ce qui tient au régime herbacé de l'animal dont la digestion est par suite plus laborieuse. C'est du reste pour un motif analogue que chez les autres herbivores (*Bulla*, *Haminea*, *Acera*), l'estomac se trouve au milieu de la

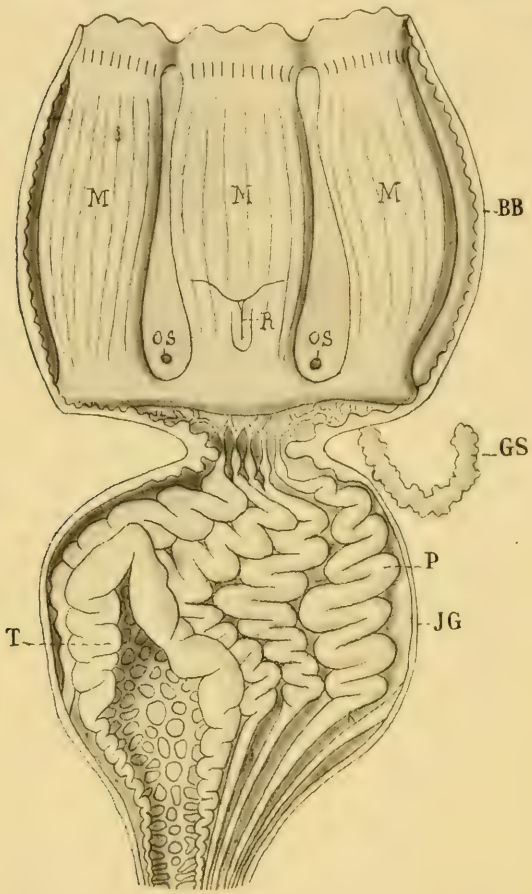



Fig. 47. — Tube digestif ouvert du *Doridium depictum*. M, masses musculaires du bulbe pharyngien BB; R, gouttière qui représente le rudiment de la radula ; OS, orifice des glandes salivaires ; GS, glande salivaire ; P, replis internes de la muqueuse digestive ; T, grande valvule limitant une cavité qui se continue avec l'intestin ; JG, estomac des auteurs, correspondant vraisemblablement au jabot et au gésier.

(1) Ce qu'on appelle estomac chez le *Doridium* (fig. 47, *JG*) n'est pas en réalité l'homologue de l'estomac des autres Bulléens. La disposition des glandes salivaires et l'innervation montrent au contraire qu'il correspond morphologiquement au jabot et au gésier. Toutefois pour être plus affirmatif il faudrait en suivre le développement.

masse hépatique de manière à ce que les aliments baignent directement dans le liquide digestif qui se déverse dans l'estomac lui-même par plusieurs orifices.

Après l'estomac vient l'intestin qui est généralement très long et forme une ou plusieurs circonvolutions dans la masse du foie. Suivant une règle générale pour le règne animal, l'intestin est beaucoup plus long chez les herbivores que chez les carnivores. Il va finalement, comme nous l'avons vu, s'ouvrir dans la cavité palléale en arrière de la branchie. Chez *Actæon* l'intestin est très court, mais parcouru par un repli longitudinal de la paroi ou typhlosolis qui sert à ralentir le cours des aliments et à augmenter la surface absorbante.

Chez *Actæon* (Pl. I, *GB*), une paire de glandes buccales viennent déboucher dorsalement dans le bulbe en arrière de la bouche. Chez les autres Bulléens les glandes buccales forment un cercle complet en arrière de l'orifice buccal, mais elles disparaissent chez les Aplysiens. Les glandes salivaires affectent des formes assez différentes. Elles s'ouvrent toujours dans le bulbe de chaque côté de l'œsophage et leur canal reçoit directement le produit des cellules glandulaires. Chez le *Scaphander* (pl. II, *GS*) et la Philine (pl. III, *GS*), ce sont des corps cylindriques courts et libres postérieurement où ils se terminent en massue. Elles commencent à s'allonger chez le *Doridium* (fig. 47, *GS*) où leur extrémité postérieure contracte une légère adhérence, avec les parois de l'estomac. Chez l'*Actæon* (pl. I, *GS*) et le *Gastropteron* (pl. IV, *GS*) leur allongement est encore plus considérable puisqu'elles s'étendent jusqu'à l'extrémité postérieure du jabot, c'est-à-dire jusqu'au niveau du diaphragme. La torsion subie par le tube digestif durant la période larvaire est nettement indiquée par la torsion des glandes salivaires dont la droite est dorsale et la gauche ventrale par rapport au tube digestif. Il en est de même chez *Haminea* (pl. V, *Gsd* et *Gsg*) où la région postérieure de la glande salivaire droite se trouve placée nettement à gauche et dorsalement, tandis que la partie postérieure de la glande salivaire gauche se trouve à droite et ventralement. Elles viennent se terminer en arrière du jabot et s'accolent par leurs extrémités postérieures au niveau de la face antérieure du gésier. Elles offrent la même longueur et la même disposition chez *Acera* (pl. VI, *GS*) et chez les Aplysiens (pl. VII, *21*) où elles se tiennent toujours au niveau du sillon de séparation situé entre le jabot et le gésier.

Nous n'avons rien à dire de particulier de la masse hépatique

constituée par la glande digestive qui forme avec la glande hermaphrodite une masse plus ou moins compacte occupant la plus grande partie de la cavité viscérale (pl. VII, 26). Les produits de la glande digestive, comme nous l'avons déjà vu, viennent toujours s'ouvrir par un ou plusieurs orifices dans la région digestive de l'estomac.

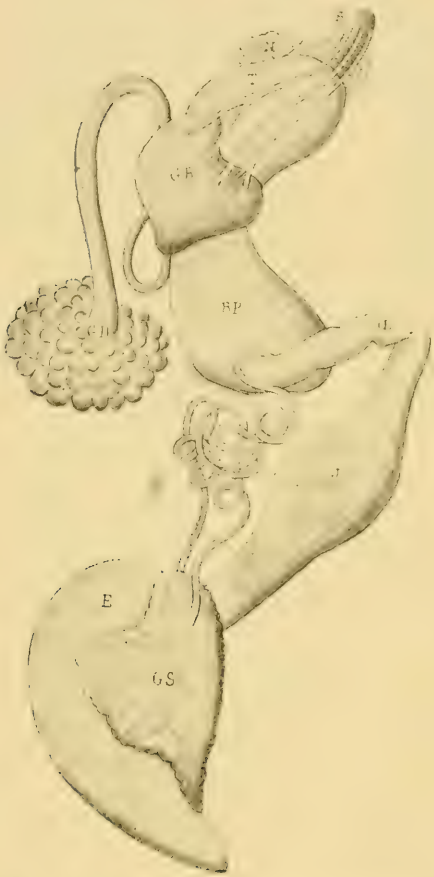



Fig. 48. — Tube digestif d'*Oscanius membranaceus*. B, bouche ; N, centres nerveux ; T, trompe ; GB, glandes buccales ; BP, bulbe pharyngien ; GD, glande dorsale impaire ; OE, œsophage ; J, jabot ; E, estomac ; GS, glande salivaire.

Mais si le tube digestif est constitué suivant un type bien identique chez les Bulléens et chez les Aplysiens, il n'en est plus de même chez les autres Opisthobranches.

**Pleurobranchéens.**— Chez les Pleurobranches le tube digestif se compose d'un bulbe pharyngien présentant une région antérieure proboscidienne très longue, comme chez l'Actéon. Les mâchoires sont très développées et constituées par un nombre considérable de petites pièces cornées imbriquées comme les tuiles d'un toit ou comme les écailles d'un Poisson, ce qui donne à l'ensemble la consistance d'une plaque homogène. Ces mâchoires fonctionnent à la manière d'une râpe. Quant à la radula, elle répond à la formule n + 0 + n, se rapprochant ainsi de celle des Bulléens, mais se compose d'un très grand nombre de dents

latérales. Après le bulbe vient un œsophage de longueur moyenne qui se renfle progressivement en arrière pour former un vaste jabot. Il n'existe jamais de gésier. Le jabot se continue par un estomac plus ou moins vaste contenu dans la masse hépatique et à la surface duquel viennent se ramifier les glandes salivaires. L'intestin offre à son début une dilatation dans laquelle viennent déboucher les canaux excréteurs de la glande digestive. Cet intestin toujours assez volumineux décrit une ou deux circonvolutions dans la masse hépatique et vient se terminer à l'anus en arrière de la branchie. En arrière de la bouche on observe de nombreuses glandes buccales qui, comme chez les Bulléens, entourent la région proboscidienne du bulbe. Les glandes salivaires se terminent en arrière par de nombreuses ramifications qui adhèrent, comme nous l'avons vu, aux parois de l'estomac. Cet estomac correspondrait donc en réalité au jabot des formes précédentes et le véritable estomac serait la dilatation où viennent déboucher les canaux hépatiques. De plus on observe une troisième glande salivaire impaire siégeant sur le plancher de la cavité viscérale et venant se terminer à la face dorsale du bulbe pharyngien en avant des glandes salivaires latérales. Cette glande correspond vraisemblablement à la glande à venin de certains Monotocardes.

Chez les Nudibranches le tube digestif peut être analogue à celui que nous venons de décrire chez les Pleurobranches (*Archidoris*) ; chez tous les autres Nudibranches la principale différence réside dans ce fait que l'estomac s'allonge en arrière et reçoit tout un système de canaux provenant de la glande hépatique, qui tend à devenir de plus en plus diffuse. En même temps l'intestin devient très court comme chez l'*Actæon* et possède aussi un repli interne ou *typhlosolis* qui a été très bien décrit par Hecht (1895). Il peut exister aussi une seconde paire de glandes salivaires, mais celles-ci sont antérieures et ventrales.

Résumé. — Il nous semble inutile de résumer ce chapitre qui n'est lui-même qu'un simple résumé destiné à faciliter la compréhension des rapports entre le tube digestif et le système nerveux. Nous espérons que les nombreuses figures que nous y avons jointes permettront de comprendre plus facilement certaines descriptions que nous n'avons pu qu'esquisser à grands traits.

## CHAPITRE VII

# SYSTÈME NERVEUX

Nous allons consacrer ce chapitre à l'anatomie comparée du système nerveux chez les principaux types d'Opisthobranches. Mais pour plus de clarté dans notre exposé nous allons commencer par la description concrète du système nerveux tel que nous le comprenons d'après l'examen des principaux types, après quoi il nous sera plus facile d'indiquer les modifications qu'il subit dans la série des Opisthobranches.

Type morphologique. — Le système nerveux, se compose de quatre centres ganglionnaires principaux : le centre cérébroïde, le centre pédieux, le centre palléo-viscéral et le centre stomato-gastrique.

Le centre cérébroïde se compose de deux ganglions symétriques situés dorsalement de part et d'autre de l'œsophage et réunis entre eux par une commissure plus ou moins longue qui passe au-dessus de cet œsophage. Ces ganglions, qui fournissent l'innervation des organes des sens, constituent le centre sensitif du Gastéropode.

Le centre pédieux se compose de deux ganglions symétriques situés ventralement de part et d'autre de l'œsophage et réunis au-dessous de ce dernier par une commissure plus ou moins longue. Ces ganglions qui innervent la masse musculaire pédieuse et le pénis constituent le centre moteur.

Le ganglion cérébroïde et le ganglion pédieux d'un même côté sont réunis entre eux par un connectif plus ou moins long qui contourne latéralement l'œsophage. Ces deux connectifs cérébro-pédieux constituent avec les commissures cérébroïde et pédieuse un cercle nerveux complet entourant l'œsophage et qui a reçu le nom d'anneau œsophagien. Il existe en outre une fine commissure réunissant les ganglions cérébroïdes au-dessous de l'œsophage et une seconde commissure pédieuse plus fine et plus longue qui a reçu le nom de commissure parapédieuse. Le centre palléo-viscéral

a reçu des différents auteurs les noms les plus variés suivant les fonctions qui lui ont été attribuées.

Comme on a coutume de dénommer les ganglions des Gastéropodes d'après la fonction qu'ils paraissent remplir, nous employons ici l'expression de centre palléo-viscéral pour indiquer que ce centre va donner l'innervation au manteau et aux viscères, mais nous acceptons également les dénominations de centre asymétrique et encore mieux de centre commissural. Centre asymétrique, parce qu'il a pour caractère constant d'être toujours formé, non plus seulement de deux, mais d'un nombre impair de ganglions que l'on peut ramener à sept chez les types les plus primitifs. Centre commissural, parce que ces différents ganglions sont réunis les uns aux autres par une longue commissure ventrale par rapport au tube digestif, mais s'étendant jusqu'à l'extrémité postérieure de la cavité antérieure du corps ; de plus si l'on considère les deux ganglions situés à l'extrémité antérieure de la commissure on constate que chacun d'eux est réuni par un connectif au ganglion cérébroïde et au ganglion pédieux correspondant.

Le centre palléo-viscéral peut donc être considéré comme une vaste commissure prenant son origine à la fois dans le centre cérébroïde sensitif et dans le centre pédieux moteur. Son innervation sera donc mixte ; et c'est ainsi qu'elle pourra donner naissance à des nerfs sensitifs pour l'osphradion et le manteau et à des nerfs principalement moteurs pour les viscères. C'est donc bien un centre commissural au premier chef et s'il comprend un plus grand nombre de ganglions c'est que son activité doit s'étendre sur un territoire beaucoup plus vaste et les cellules ganglionnaires vont se concentrer aux points où naîtront les nerfs les plus importants. Les principaux ganglions de cette chaîne sont d'avant en arrière les suivants : deux ganglions pleuraux symétriques et qui ne donnent jamais de nerfs, dont nous avons déjà précédemment parlé ; deux ganglions palléaux qui innervent les téguments de la région antérieure du corps, qu'il ne faut pas confondre avec les précédents bien qu'ils leur soient fusionnés chez un grand nombre de Gastéropodes ; enfin trois ganglions viscéraux. Nous insistons principalement ici sur l'existence des ganglions palléaux, car ceux-ci sont petits et ont une tendance particulière à se fusionner avec les ganglions voisins de sorte que les nerfs qu'ils fournissent sembleront provenir des ganglions pleuraux ou des ganglions viscéraux suivant que les ganglions palléaux se seront fusionnés avec les uns ou les autres de ces ganglions. Chez les Gastéropodes

tordus ou Streptoneures la torsion porte sur la commissure viscérale de telle sorte que le ganglion viscéral impair d'abord ventral vient se placer dorsalement par rapport à l'intestin. Des deux ganglions viscéraux voisins celui de droite reporté dorsalement et à gauche a reçu le nom de ganglion sus-intestinal tandis que celui de gauche qui est reporté à droite mais qui reste ventral a reçu le nom de ganglion sous-intestinal. Bien que cette streptoneurie n'existe plus chez le plus grand nombre des Opisthobranches nous conserverons néanmoins les expressions de ganglion sus-intestinal et de ganglion sous-intestinal pour faciliter la comparaison avec le système nerveux des Streptoneures.

Chacun de ces ganglions donne des nerfs au manteau, mais de plus le ganglion sus-intestinal fournit toujours le nerf osphradial, tandis que le ganglion viscéral innerve les principaux viscères et donne naissance en particulier au volumineux nerf génital.

Le centre stomato-gastrique qui constitue le système sympathique des Gastéropodes est formé essentiellement d'une paire de petits ganglions que l'on trouve toujours entre la masse du bulbe lingual et l'origine de l'œsophage et qui sont réunis l'un à l'autre par une commissure ordinairement courte. On les connaît généralement sous le nom peu exact de ganglions buccaux, mais le nom de ganglions bulbo-œsophagiens leur conviendrait beaucoup mieux.

De ces ganglions partent en avant deux connectifs dont chacun semble avoir une double origine : d'une part dans les ganglions cérébroïdes et d'autre part dans les ganglions pédieux. Mais cette dernière peut s'accoler au connectif cérébro-pédieux sur une longueur plus ou moins grande jusqu'au point de paraître naître des ganglions cérébroïdes mais ce n'est là qu'une apparence.

Des deux ganglions bulbo œsophagiens partent vers l'arrière deux nerfs stomato-gastriques, qui, après de nombreuses flexuosités au niveau du jabot qui pourra ainsi se distendre, arrivent à l'entrée du gésier où ils s'anastomosent de manière à constituer un anneau nerveux. De cet anneau partent vers l'arrière un certain nombre de nerfs destinés à l'innervation des muscles du gésier et qui viennent en arrière de celui-ci constituer un nouvel anneau nerveux qui lui-même donne naissance à un ou plusieurs nerfs sympathiques dont les différentes ramifications vont se fusionner les unes avec les autres de manière à constituer un riche réseau nerveux accolé au tube digestif qu'il innerve.

Le système nerveux des Gastéropodes peut donc se ramener schématiquement à trois centres : un centre antérieur ou céphalique

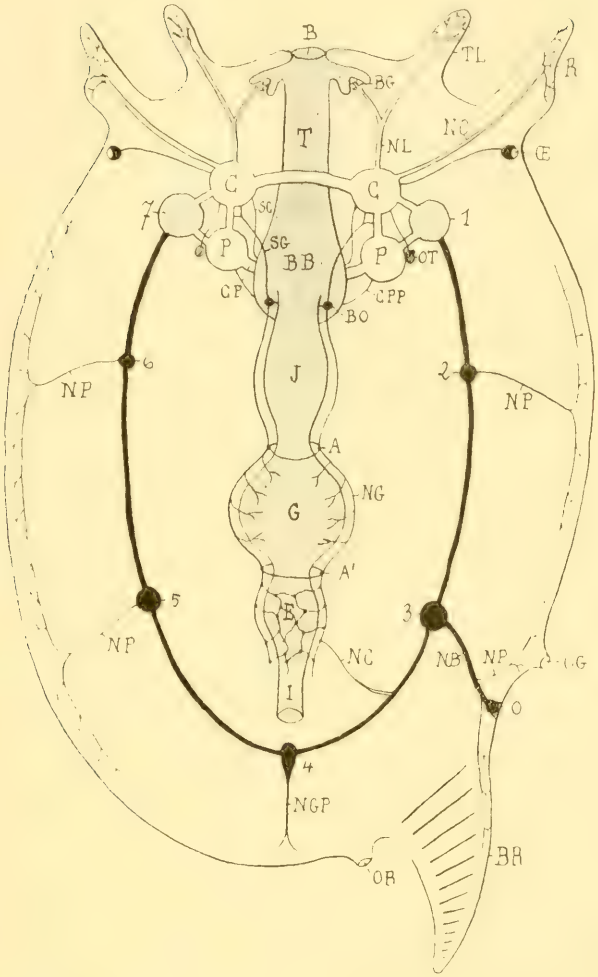



Fig. 49. — Système nerveux des Tectibranches ; type morphologique. A, A', anneaux nerveux ; B, bouche ; BB, bulbe pharyngien ; BG, bouton gestatif ; BO, ganglion bulbo-œsophagien ; BR, branchie ; C, ganglion cérébroïde ; CP, commissure pédieuse ; CPP, commissure parapédieuse ; E, estomac ; G, gésier ; J, jabot ; NB, nerf osphradial ; NC, nerf commissural ; NG, nerf gastrique ; NGP, nerf viscéral ; NL, nerf labial ; NO, nerf olfactif ; NP, nerfs palléaux ; O, osphradion ; OE, œil ; OG, orifice génital ; OR, orifice rénal ; OT, otocyste ; R, rhinophore ; SC, commissure sous-cérébroïdienne ; SG, nerf stomato-gastrique ; TL, tentacule labial ; 1, ganglion pleural droit ; 2, ganglion palléal droit ; 3, ganglion sus-intestinal ; 4, ganglion viscéral ; 5, ganglion sous-intestinal ; 6, ganglion palléal gauche ; 7, ganglion pleural gauche.

et deux centres postérieurs : l'un volontaire ou palléo-viscéral et l'autre involontaire ou stomato-gastrique.

Chacun de ces centres comprend donc une partie sensitive et une partie motrice, mais ces deux parties sont nettement séparées dans le centre antérieur, tandis qu'elles sont intimement fusionnées dans les deux autres centres. De plus les fibres nerveuses des deux centres postérieurs proviennent toutes du centre céphalique. Celui-ci commande donc à tous les tissus, à tous les organes et peut être considéré très exactement comme l'homologue du cerveau des Vertébrés ; comme ce dernier en effet il commande à la fois aux organes des sens et au système locomoteur.

Le centre palléo-viscéral également volontaire n'en est certainement qu'une émanation, mais est très difficile à homologuer. Il rappelle un peu par ses fonctions et sa structure ganglionnaire le système spinal des Vertébrés. La ressemblance est d'autant plus naturelle que le centre palléo-viscéral s'anastomose aussi avec le sympathique. Cette anastomose fut découverte pour la première fois par de Lacaze-Duthiers (1898) qui s'est borné à la décrire, mais sans paraître y attacher grande importance. Il est cependant curieux de voir un nerf de la vie animale communiquer avec le sympathique d'autant plus que ce nerf va lui-même donner des branches à certains organes que, comme les organes génitaux par exemple, on s'attendrait plutôt à voir innerver par le sympathique. Mais ce fait devient encore bien plus intéressant quand on l'observe à la lumière de l'anatomie comparée. On sait en effet depuis longtemps que la destruction du système nerveux volontaire n'entraîne nullement la suspension des fonctions des organes innervés par le sympathique (contractions rythmiques du cœur par exemple). On sait aussi que chez les Vertébrés supérieurs, les affections du sympathique peuvent avoir une répercussion sur le système nerveux cérébro-spinal et réciproquement (neurasthénie), dépendance qui est rendue possible par les nombreuses anastomoses entre les deux systèmes (rameaux communiquants des Vertébrés). Il est donc important de voir que chez les Mollusques aussi le système nerveux sympathique offre d'étroits rapports avec le système nerveux volontaire.

## Organes des sens

Avant de quitter le système nerveux considérons ce que sont les organes des sens dans la série des Opisthobranches.

Chez la plupart d'entre eux les yeux sont situés au-dessous des téguments dorsaux, atrophiés, libres dans la cavité céphalique et réunis aux ganglions cérébroïdes par deux nerfs optiques très courts et très grêles. Cependant, par suite de la transparence des téguments ils sont encore capables de distinguer le jour de l'obscurité, ce qui sera grandement suffisant pour le genre de vie de la plupart de ces animaux, sauf cependant pour quelques espèces, comme le *Gastropteron*, qui à certains moments sont susceptibles d'une véritable existence pélagique.

Les otocystes sont appliqués contre la face externe des ganglions pédieux. Ils sont ovoïdes, renferment généralement un très grand nombre de petits otolithes et, suivant la loi établi par DE LACAZE-DUTHIERS (1872), sont toujours innervés par un nerf auditif qui naît des ganglions cérébroïdes entre les connectifs cérébro pleural et cérébro-pédieux.

Les autres organes sensoriels, qui nous restent à étudier, sont de beaucoup les plus intéressants. Si l'on s'adresse aux Bulléens que nous apprendrons plus tard être les plus primitifs des Opisthobranches, nous ne distinguons à première vue aucun organe des sens. C'est que les Bulléens sont, comme nous l'avons vu, des formes fouisseuses qui vivent en rampant dans le sable ou dans la vase et tout organe des sens en saillie sur le tégument eût été inutilisable et aurait été voué à une destruction certaine.

Le tégument céphalique s'est donc hypertrophié en son milieu de manière à constituer le bouclier céphalique et les organes des sens, que nous sommes accoutumés de rencontrer sur la tête du Gastéropode, se sont trouvés refoulés sur les côtés du corps au fond du sillon céphalo-pédieux, où ils sont protégés à la fois par les bords du bouclier et par les bords du pied. De plus, comme leur saillie aurait été nuisible à l'espèce, ils sont restés à l'état d'aires sensorielles analogues à celles que l'on rencontre chez les embryons de Mollusques ou d'Annélides.

Ces aires sensorielles étant très rapprochées, il en résulte un organe unique qui a reçu le nom de organe de Hancock, en l'honneur du célèbre naturaliste qui le décrivit pour la première fois chez les Bulléens. Cet organe est formé par une simple différenciation du tégument qui se plisse et présente une belle couleur orangée. Histologiquement (fig. 50), il est caractérisé par la présence de nombreuses cellules neuro-épithéliales qui sont partout identiques. Mais si l'on veut savoir à quoi correspond

cet organe de nouvelle formation, il faut recourir à la loi des connections et étudier son innervation. C'est ce qu'a fait Hancock (1852) dans une courte note fort importante, mais malheureuse-

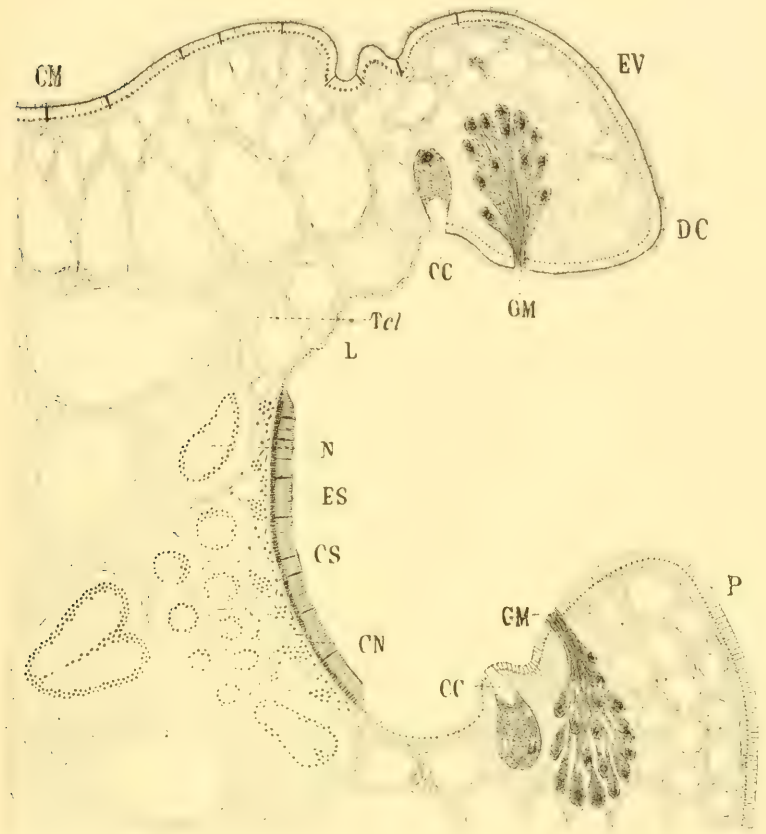



Fig. 50. — Coupe du sillon céphalo-pédieux de *Philine aperta* pour montrer la terminaison du nerf olfactif dans l'organe de Hancock. CM, cellule muqueuse ; EV, épithélium vibratile ; DC, disque céphalique ; GM, glande muqueuse ; CC, cellule caliciforme ; T*cl*, tissu conjonctif ; N, nerf ; ES, épithélium sensoriel ; CS, cellule neuro-épithéliale ou sensorielle ; CN, cellules nerveuses ; P, pied.

ment trop peu connue. Cet organe est morphologiquement divisé en deux régions : l'une antérieure, très petite, située de chaque côté de la bouche, et l'autre postérieure, beaucoup plus longue s'étendant presque jusqu'à l'extrémité postérieure du disque céphalique.

Entre les deux portions s'ouvre l'orifice mâle par où peut se dévaginer le pénis (fig. 51). La région antérieure innervée par les deux branches du nerf labial correspond évidemment à l'organe du goût et à l'organe du tact, qui sont toujours innervés par ce nerf. En effet la branche interne innerve la partie de l'organe qui pénètre dans l'orifice buccal (fig. 52) et qu'il est très vraisemblable de considérer comme un organe du goût, tandis que la branche externe innerve la partie de l'organe située de chaque côté de la bouche et avec laquelle l'animal vient tâter les objets qu'il rencontre sur son chemin, ce qui constitue un véritable organe du tact. Ce nerf labial est très court, mais l'importance de ses fonctions est nettement indiquée par ce fait qu'il est très volumineux et renforcé sur tout son trajet par de nombreuses cellules ganglionnaires qui se condensent de place en place sous forme de petits ganglions.

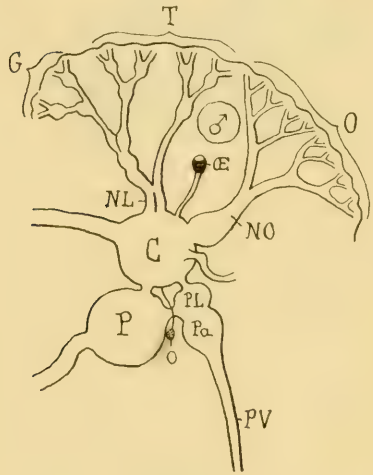



Fig. 51. — Innervation de l'organe de Hancock de *Philine aperta*; G, région gustative ; T, région tactile ; O, région olfactive ; NL, nerf labial ; OE, œil ; NO, nerf olfactif ; ♂, orifice mâle ; C, ganglion cérébroïde ; P, ganglion pédieux ; PL, ganglion palléal ; O, otocyste ; PV, commissure palléo-viscérale.

La région postérieure de l'organe, innervée par le nerf olfactif, correspond par conséquent à l'organe olfactif ou rhinophore des autres Gastéropodes. Ce nerf olfactif part d'un volumineux ganglion olfactif accolé au ganglion cérébroïde et donne naissance à un grand nombre de branches qui se ramifient richement dans l'organe. Ce nerf, à l'exemple du nerf labial, se renfle également en une série de ganglions de renforcement.

Mazarelli (1894), dans un travail qui n'ajoute en réalité rien de nouveau à celui de Hancock (1852), a cru pouvoir décrire un à un ces ganglions chez *Haminea*, mais nous ne suivrons pas son exemple. Nous nous sommes en effet exercé à ce petit jeu de patience chez les principaux Bulléens et sur un assez grand nombre d'exemplaires de chaque espèce étudiée. Tout ce qu'il nous a été

permis de constater, c'est que l'emplacement de ces ganglions n'offre en réalité rien de constant. Cette constatation purement négative nous a demandé beaucoup de travail et les observations que nous avons faites pour y arriver occuperaient beaucoup de place si nous voulions même les résumer. Mais un tel travail nous semble purement oiseux et nous croyons être plus utile aux naturalistes qui étudieront plus tard les Tectibranches en les mettant en garde contre une semblable tendance et en n'encombrant pas inutilement la bibliographie du sujet.

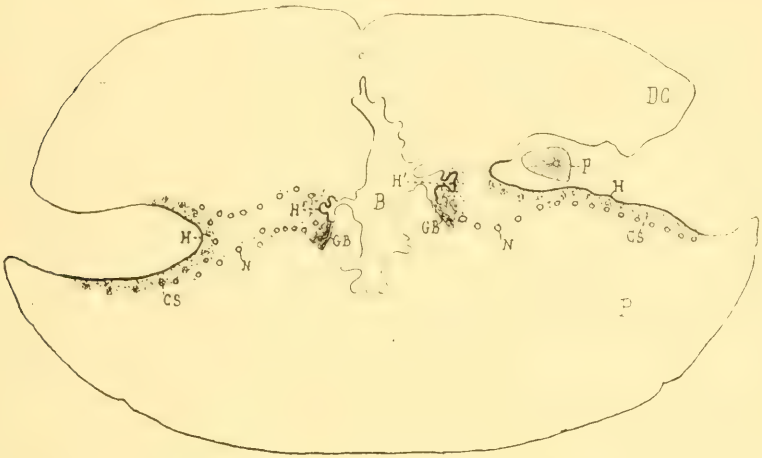



Fig. 52. — Coupe transversale de l'extrémité buccale de la *Philine aperta* ; DC disque céphalique ; P, sole pédieuse ; P', pénis ; B, cavité buccale ; H, région tectile de l'organe de Hancock ; H', région gustative ; GB, glandes buccales ; N, ramifications du nerf labial ; CS, cellules sensitives.

Nous devons donc rejeter la dénomination d'organe olfactif qu'on a continué de donner depuis Hancock à l'organe qui porte aujourd'hui son nom. Nous savons, en effet, qu'il correspond morphologiquement à trois organes des sens : l'organe du goût, l'organe du tact et l'organe olfactif, constituant ainsi de chaque côté de l'extrémité céphalique une véritable ligne latérale sensorielle.

L'osphradion se trouve du côté droit au niveau de l'insertion antérieure de la branchie et dans le prolongement même de l'organe de Hancock. Comme Pelseneer (1889) a montré que le nerf osphradial, qui provient toujours du ganglion sus-intestinal, tire en réalité son origine du ganglion cérébroïde, nous pouvons donc présumer que l'on pourra peut-être trouver des formes où l'organe de Hancock

et l'osphradion ne formeront qu'une seule ligne sensitive latérale. C'est cette ligne latérale ancestrale qui, en se différenciant, donne naissance à l'organe du goût, à l'organe du tact, à l'organe olfactif et à l'osphradion. La seule différence c'est que chez les uns, comme ce sera le cas tout à l'heure pour l'Aplysie, ces quatre organes sont distincts l'un de l'autre, tandis que chez les Bulléens les trois premiers sont fusionnés. Enfin notons en passant que l'osphradion disparaît chez les Pleurobranches (sauf *Tylodina*) et chez les Nudibranches.

## Morphologie comparée du système nerveux des Opisthobranches

### BULLÉENS

**Actæon.** — Bien qu'il ne nous ait pas été possible de nous procurer d'Actéon, nous ne pouvons cependant faire l'étude comparative du système nerveux des Tectibranches sans dire tout d'abord quelques mots du système nerveux de cet intéressant Gastéropode. Il a du reste été très bien étudié par Pelseneer (1893 et 1894) et par Bouvier (1893) aux travaux desquels il nous suffira de nous reporter.

Le tube digestif (pl. I) commence par une masse buccale musculeuse et très allongée suivie d'un très long œsophage. Les ganglions cérébroïdes sont situés à une faible distance en arrière de l'orifice buccal ; ils sont assez éloignés l'un de l'autre et réunis par une commissure ; le tout est recouvert en partie par les glandes buccales. Les ganglions pédieux sont écartés et situés également en avant du bulbe. Ils sont réunis par une double commissure ventrale : l'une volumineuse qui est la commissure pédieuse proprement dite, l'autre plus grêle qui est la commissure parapédieuse ; Bouvier cite également la présence d'une troisième commissure issue des ganglions cérébroïdes et accompagnant les deux précédentes, c'est la commissure subcérébrale. Chacun des ganglions pédieux est uni au ganglion cérébroïde correspondant par un double connectif. Ce sont évidemment les connectifs cérébro-pédieux et pleuro-pédieux. Ce que nous venons de décrire comme étant le ganglion cérébroïde est donc en réalité une masse ganglionnaire constituée par le ganglion cérébroïde et le ganglion pleural fusionnés ensemble. Une section longitudinale permet du reste de voir les deux centres fusionnés encore assez distincts.

De plus les ganglions pleuraux étant les premiers ganglions du

centre palléo-viscéral, si ce que nous venons d'indiquer est exact, la commissure palléo-viscérale doit naître des ganglions cérébro-pleuraux; c'est ce qui a lieu en effet.

Cette commissure est particulièrement intéressante par ce fait qu'elle est franchement streptoneure comme chez les Prosobranches. L'une des branches part du ganglion cérébro-pleural droit, se dirige obliquement en arrière et à gauche par dessus la masse buccale, se renfle en un petit ganglion palléal d'où sort un nerf palléal droit et aboutit plus en arrière au ganglion sus-intestinal situé à gauche sur les parois du corps ; de ce ganglion naît le nerf osphradial, qui se termine dans le ganglion osphradial à la base de la branchie. A partir de ce ganglion sus-intestinal la branche commissurale se dirige en arrière, puis, avant d'arriver au niveau de l'anus, se dirige à droite en passant au-dessus de l'œsophage et se termine au ganglion viscéral, qui se trouve à gauche sous le conduit génital.

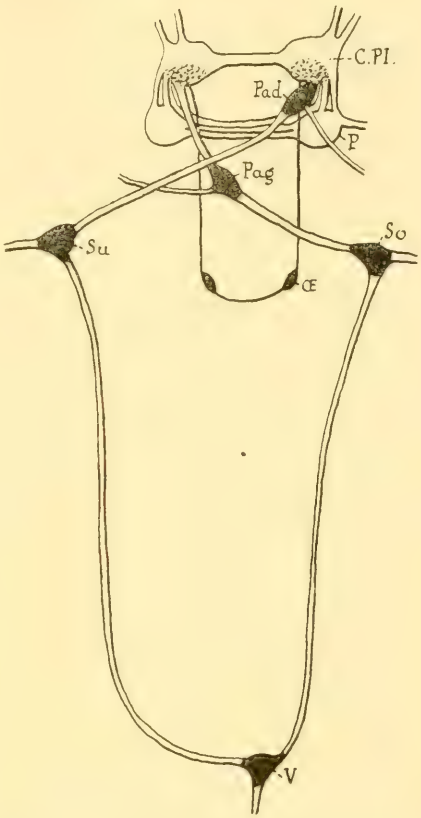



Fig. 53. — Système nerveux de l'Actéon (d'après Bouvier) ; CPl, masse ganglionnaire cérébro-pleurale; P, ganglion pédieux ; Pad, ganglion palléal droit ; Pag, ganglion palléal gauche ; OE, ganglion bulbo-œsophagien ; Su; ganglion sus-intestinal ; So, ganglion sous-intestinal ; V, ganglion viscéral.

A ce ganglion aboutit également la branche gauche de la commissure palléo-viscérale, qui part du ganglion cérébro pleural gauche, se dirige obliquement de gauche à droite et d'avant en arrière en passant au-dessous de la longue masse buccale présente sur son parcours un petit ganglion palléal don-

nant le nerf palléal gauche, se renfle en un gros ganglion sous-intestinal situé à droite contre les parois du corps et se continue en arrière à droite de l'œsophage jusqu'au ganglion viscéral. De ce dernier ganglion part un long nerf génital, qui se renfle bientôt en un ganglion qui va fournir l'innervation des organes génitaux.

La commissure stomato-gastrique est allongée; elle passe en arrière du bulbe, sous l'œsophage, et porte deux ganglions ovoïdes écartés, situés en dehors des glandes salivaires. Le reste de son trajet n'est pas connu.

En résumé nous voyons que le fait le plus important dans le système nerveux de l'Actéon est la torsion de la commissure palléo viscérale, qui est tordue en 8 de chiffre, au même degré que chez les Prosobranches. D'après Bouvier il se rapprocherait du système nerveux de la Janthine à la fois par la torsion de la commissure, par la fusion des ganglions pleuraux avec les ganglions cérébroïdes et par la présence d'une assez longue commissure pédieuse. Il est bon d'insister également sur la situation du collier œsophagien en avant du bulbe buccal, car c'est là l'un des caractères sur lesquels s'appuie Pelseneer (1899) pour rapprocher au contraire l'Actéon des Rhipidoglosses trochoïdes.

Enfin nous signalerons que la seule différence entre le système nerveux de l'Actéon et celui des Streptoneures proprement dits est la présence sur la commissure de ganglions palléaux.

Les organes des sens sont peu connus. Les yeux peu profonds sont analogues à ceux de la Bulle. Les otocytes se trouvent à la face postérieure des ganglions pédieux et renferment de nombreux otolithes. D'après Pelseneer il n'existerait pas de rhinophores différenciés. C'est là un fait assez inexplicable et étant donné les analogies de forme et de genre de vie, il ne serait pas étonnant qu'un autre auteur soit plus heureux et trouve, sur les côtés de l'orifice buccal tout au moins, les traces d'un organe sensoriel analogue à l'organe de Hancock des autres Tectibranches. Quant à l'osphradion il présente la forme normale chez les Tectibranches au plafond de la cavité palléale et à la base antérieure de la branchie.

**Scaphander lignarius** (pl. II).— Son système nerveux fut parfaitement décrit par Vayssière (1880), malheureusement nous devons adresser à ce dernier un reproche que l'on peut adresser également à tant d'autres auteurs. C'est la tendance déplorable qui consiste à représenter isolément chaque organe, alors que les rapports avec

les organes voisins sont le plus souvent très importants et permettent d'expliquer certains faits utiles à la morphologie et à la phylogénèse. C'est ce qu'a fort bien compris Pelseneer (1894, pl. III, fig. 18), aussi son dessin bien qu'incomplet et inexact (au point de vue du nombre des ganglions) lui a permis cependant de bien marquer la position du collier œsophagien et le degré de torsion de la commissure palléo-viscérale, ce qui ne manque pas d'un certain intérêt au point de vue des affinités du genre.

Les ganglions nerveux présentent une belle teinte orangée. On peut les réunir en deux groupes, un groupe céphalique et un groupe viscéral ; le groupe céphalique qui constitue le collier œsophagien se trouve situé en avant du bulbe buccal, par conséquent comme chez l'Actéon. Il comprend une paire de ganglions cérébroïdes très écartés l'un de l'autre, une paire de ganglions pédieux encore plus éloignés et une paire de ganglions pleuraux placés dans l'angle formé de chaque côté par le ganglion cérébroïde et le ganglion pédieux. Toutefois, accolé au ganglion pleural de droite on observe un second ganglion plus petit qui est le ganglion palléal droit. La commissure palléo-viscérale offre une torsion moindre que chez *Actæon*, mais il est facile de constater que la branche droite y compris le ganglion qu'elle porte se trouve placée dorsalement par rapport au gésier. Son ganglion est en effet le ganglion sus intestinal, car c'est lui qui fournit le nerf osphradial. La branche gauche de la commissure se trouve au contraire ventrale par rapport au gésier et, après avoir fourni un petit ganglion palléal pour l'innervation du manteau, elle vient en arrière du gésier se terminer à l'opposé de la branche droite dans un groupe ganglionnaire composé de trois ganglions.

Si la torsion du système nerveux n'est pas plus marquée chez le *Scaphander*, ceci tient à ce que l'énorme gésier a dû, comme nous l'avons vu, s'incliner sur le côté droit pour pouvoir se loger dans la cavité céphalique. Il en résulte naturellement que ce qui était dorsal est venu se placer à droite, d'où détorsion du système nerveux ne portant que sur la branche droite de la commissure. Le même phénomène s'observera chez la Philine.

Des trois ganglions viscéraux le ganglion médian piriforme, qui innerve les viscères et la région postérieure du manteau, doit être considéré comme étant le ganglion viscéral. Le nerf génital qui en part remonte le long de la branche droite de la commissure et avant de s'en séparer se renfle en un ganglion génital accessoire, qui constitue le ganglion droit de la masse ganglionnaire viscé-

rale. Quant au ganglion de gauche c'est le ganglion sous-intestinal. C'est lui en effet qui reçoit la branche gauche de la commissure. De plus il en part un nerf palléal assez volumineux qui remonte le long de la branche gauche sur un assez long trajet et qui s'en sépare après avoir donné quelques cellules ganglionnaires qui constituent le très petit ganglion palléal dont nous avons signalé précédemment l'existence. C'est là la trace évidente d'un commencement de concentration ganglionnaire. Le ganglion

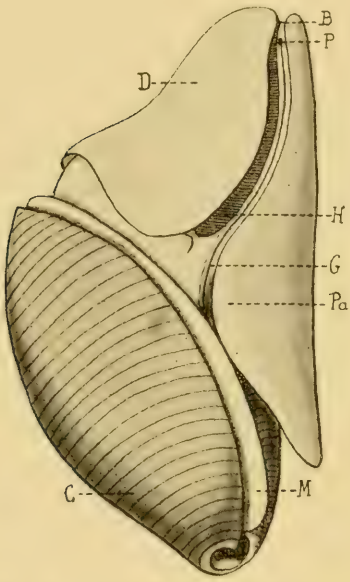



Fig. 54. — *Scaphander lignarius* vu de profil ; B, bouche ; P, orifice mâle ; D, disque céphalique ; H, organe de Hancock ; G, gouttière génitale ; Pa, parapodie ; M, manteau ; C, coquille.

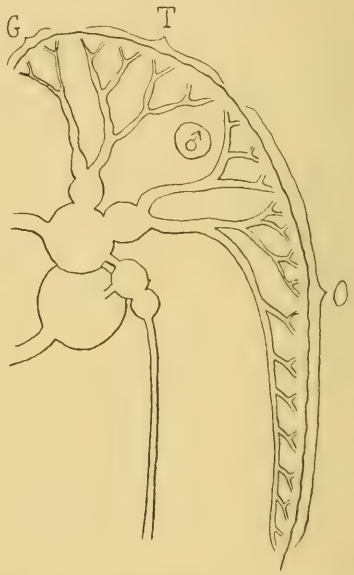



Fig. 55. — Innervation de l'organe de Hancock du *Scaphander lignarius*. G, région gustative ; T, région tactile ; O, région olfactive ; ♂, orifice mâle.

palléal gauche est venu se fusionner avec le ganglion sous-intestinal, laissant simplement quelques cellules au point où il existait autrefois et les deux ganglions fusionnés sont venus s'accoler au ganglion viscéral. Du côté droit la concentration ne se manifeste que par l'accolement du ganglion palléal avec le ganglion pleural. C'est là le résultat d'une loi générale dans le règne animal, loi d'après laquelle les éléments nerveux tendent vers la coalescence finale au fur et à mesure de la différenciation des organismes.

C'est ainsi que chez l'Homme, qui est le plus différencié de tous les animaux, le système nerveux central se trouve concentré en une masse unique cérébro-spinale. Mais les découvertes récentes sur le système nerveux ont montré que cette masse ganglionnaire devait en réalité se dédoubler en un très grand nombre de ganglions isolés constituant autant de centres nerveux pouvant permettre la division du travail.

Le centre stomato-gastrique est construit sur le type normal que nous avons décrit en commençant. Du ganglion bulbo-œsophagien de droite part un nerf stomato-gastrique, qui, d'abord ventral par rapport à l'œsophage, contourne le jabot pour venir se placer dorsalement. Le nerf de gauche devient au contraire ventral et cette torsion des nerfs gastriques semble aussi un indice évident de streptoneurie. Tous deux se fusionnent finalement l'un avec l'autre pour constituer un anneau nerveux au point même où le jabot pénètre dans le gésier. De cet anneau partent trois nerfs qui contournent le gésier en passant au milieu de chacune des trois bandes musculaires qui réunissent les trois plaques masticatrices. A la face inférieure du gésier les trois nerfs se fusionnent en un nouvel anneau nerveux qui entoure l'estomac à sa sortie même du gésier. De cet anneau partent enfin un certain nombre de branches nerveuses pour l'innervation de l'estomac et de l'intestin. Ce système stomato-gastrique fut étudié pour la première fois par Vayssière (1880) et son étude plus détaillée a été faite plus récemment par de Lacaze-Duthiers (1898).

Le *Scaphander* fait partie des animaux qui ont été considérés par certains naturalistes comme étant aveugles. Les yeux en effet ne sont pas visibles, comme chez l'Actéon, à la surface du tégument externe. Ils existent cependant, mais les nerfs optiques sont tellement courts qu'ils ne peuvent arriver au contact du tégument dorsal et se trouvent dans la cavité céphalique à peu de distance des ganglions cérébroïdes. Rien de particulier à dire des autres organes des sens qui consistent en deux otolithes, deux organes de Hancock (fig. 54 et 55) et un osphradion typique.

**Haminea navicula.** — Le système nerveux des Bulles est absolument identique à celui du *Scaphander* et tout ce que nous avons dit de ce dernier serait à répéter textuellement ici. Pour le genre *Bulla* la seule différence est que la torsion de la commissure palléo-viscérale est moins accentuée. La branche gauche de la commissure passe bien sous le tube digestif, mais la branche

droite n'arrive plus jusqu'au dos du gésier, bien que le ganglion sus-intestinal occupe encore un niveau presque aussi élevé que chez *Scaphander*. Chez le genre *Haminea* la différence s'accentue par ce fait que le collier œsophagien au lieu d'entourer la partie antérieure du bulbe buccal entoure l'origine de l'œsophage (pl. V). Les ganglions nerveux offrent la même disposition et possèdent

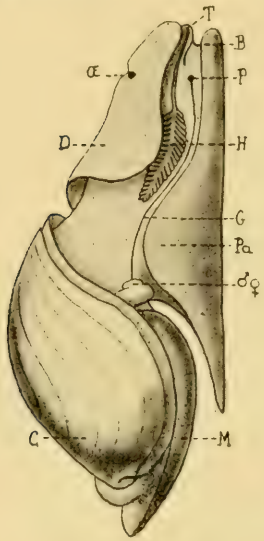



Fig. 56. — *Haminea navicula* de profil ; T, région tactile de l'organe de Hancock ; H, région olfactive ; B, bouche ; P, orifice mâle ; G, gouttière génitale ; Pa, parapodie ; ♂♀ orifice hermaphrodite ; M, manteau ; OE, œil : D, disque céphalique ; C, coquille.

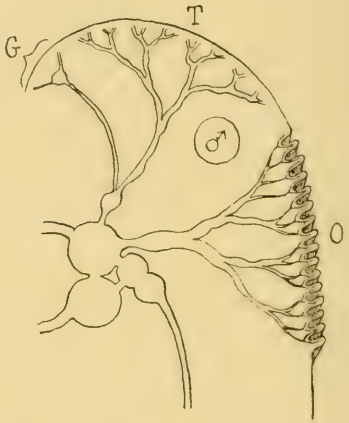



Fig. 57. — Innervation de l'organe de Hancock de l'*Haminea navicula* : G, région gustative ; T, région tactile ; O, région olfactive ; ♂, orifice mâle.

une teinte orangée assez faible. Les commissures cérébroïde et pédieuse sont plus fortes et plus courtes.

Le centre stomato-gastrique offre la disposition typique que nous avons décrite au commencement de ce chapitre.

Les yeux encore superficiels dans le genre *Bulla* s'enfoncent dans le tégument chez *Haminea* où ils sont situés au fond de deux petites fossettes dorsales assez profondes. Enfin les organes de Hancock sont très différenciés. Décrits pour la première fois par Clark (1850) qui les considérait comme des glandes salivaires, leur

véritable nature fut reconnue par Hancock (1852) qui décrivit même leur innervation. Dans le genre *Bulla* l'organe de Hancock est constitué par de simples replis transversaux du tégument externe, mais chez *Haminea* la différenciation est plus accentuée et l'organe devient bipectiné, formant ainsi une double série de lamelles rattachées à un même axe longitudinal. C'est du moins ce que l'on observe dans la région postérieure de l'organe, c'est-à-dire dans la portion qui correspond à l'organe olfactif.

Cette conformation, comme l'a montré Pelseneer, est analogue à celle de l'osphradion de divers Streptoneures, ce qui plaiderait en faveur d'une même origine. Mais cette forme rappelle aussi à n'en pas douter le rhinophore de certains Pleurobranches et de certains Nudibranches, ce qui n'a pas lieu de nous étonner puisque ce sont des organes entièrement homologues. Cette région olfactive de l'organe de Hancock, étant la plus apparente, est la seule qui ait été vue par Vayssière (1880) et par Pelseneer (1894, pl. III, fig. 22). Mais en observant de plus près on distingue en avant une ligne légèrement colorée qui longe un repli du tégument faisant saillie de chaque côté de la bouche et vient finalement pénétrer entre les lèvres de l'orifice buccal. Cette ligne sensorielle, déjà vue par Hancock (1852), est innervée par les deux branches du nerf labial et correspond par conséquent à l'organe du goût et à l'organe du tact, c'est-à-dire à la région antérieure de l'organe de Hancock du *Scaphander*. Nous insisterons sur ce fait que la partie qui correspond à l'organe du tact est porté précisément par le repli cutané que nous avons précédemment signalé. Comme celui-ci peut s'allonger ou se contracter à volonté pour tâter les objets, il en résulte que nous avons ici un véritable rudiment de voile buccal.

Rien de particulier en ce qui concerne les otocystes et l'osphradion.

**Philine aperta.** — Le système nerveux de la Philine a été décrit par Von Ihering (1877) qui en a donné une assez mauvaise représentation, surtout en ce qui concerne les ganglions viscéraux. La description qu'en a depuis donnée Vayssière (1880) est exacte, mais nous lui adresserons le même reproche que précédemment

Le système nerveux de la Philine (pl. III) est très voisin de celui du *Scaphander*. Il ne s'en distingue guère que par une plus faible torsion de la commissure palléo-viscérale et un progrès dans la condensation ganglionnaire. En effet les deux branches de la

commissure palléo-viscérale sont situées à peu près sur un même plan passant entre les muscles rétracteurs du bulbe et ce n'est que dans la région tout-à-fait postérieure de la cavité céphalique que se manifeste la torsion. Là en effet dans le fond de l'infundibulum

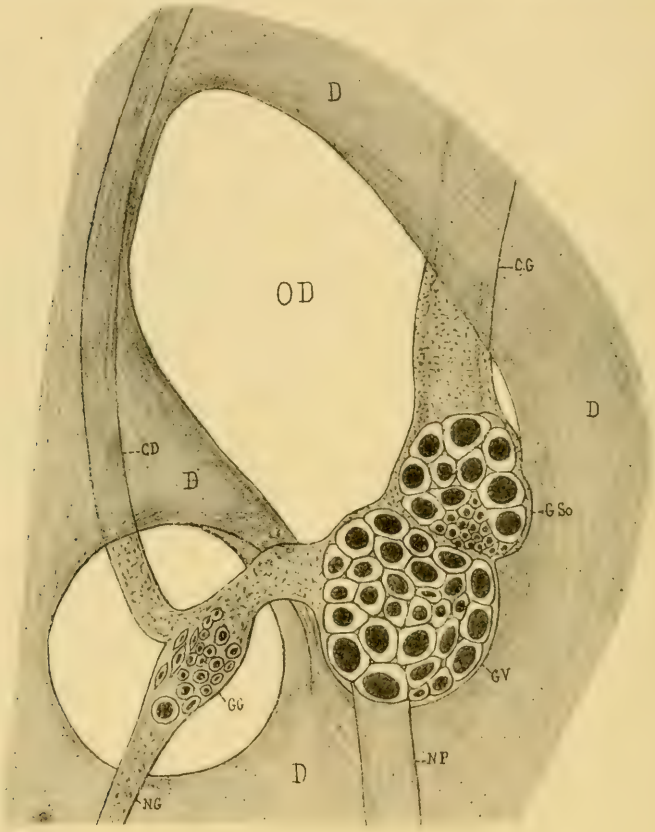



Fig. 58. — Masse ganglionnaire viscérale de la *Philine aperta* ; D, diaphragme ; OD, orifice diaphragmatique par où passe l'intestin ; CD, branche droite de la commissure palléo-viscérale ; CG, branche gauche ; GSo, ganglion sous-intestinal fusionné avec le ganglion palléal gauche ; GV, ganglion viscéral ; NP, nerf palléal postérieur ; GG, ganglion génital ; NG, nerf génital.

compris entre le diaphragme et la sole pédieuse (fig. 58), on trouve une masse ganglionnaire formée par le ganglion viscéral et par le ganglion sous intestinal fusionné avec le ganglion palléal gauche.

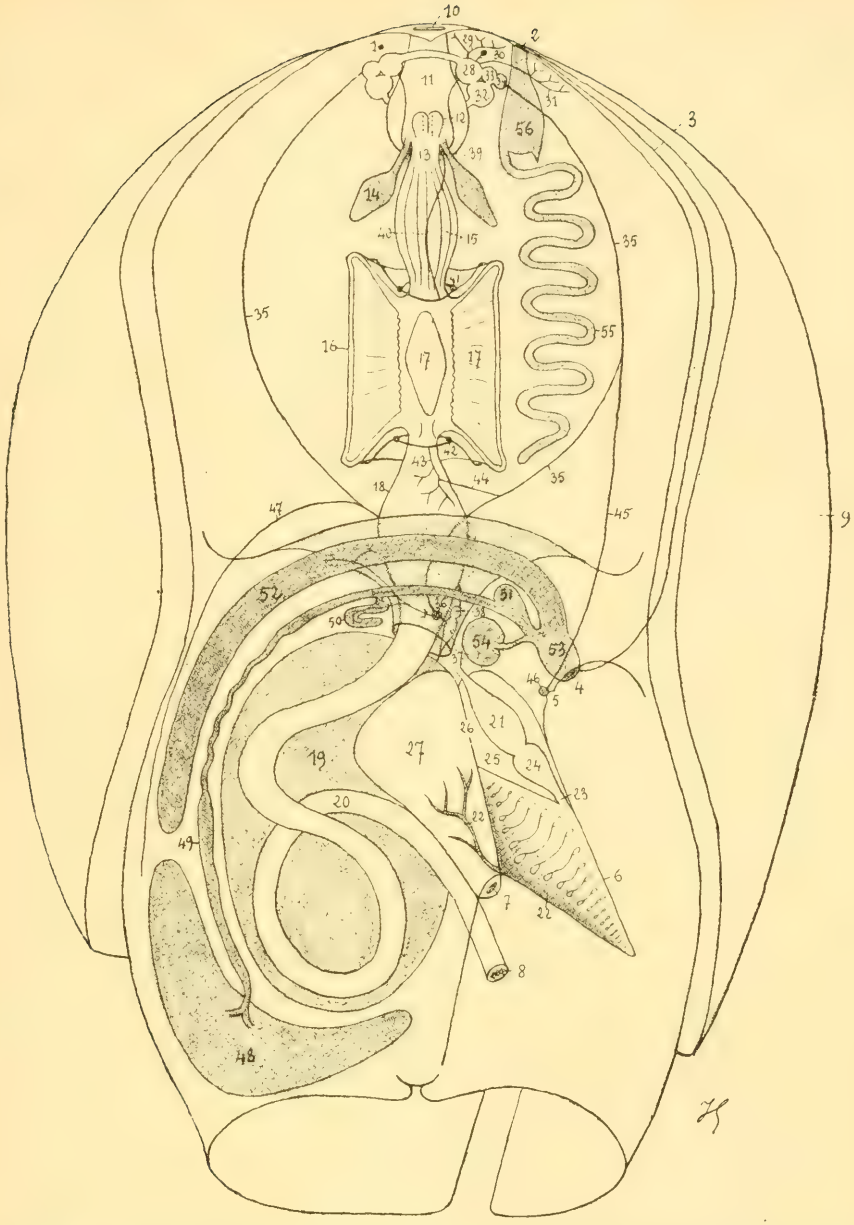



Fig. 59. — *Philine aperta* (semi-schématique). — 1, œil ; 2, orifice par où se dévagine le pénis ; 3, gouttière génitale ; 4, orifice génital ; 5, osphradion ; 6, branchie ; 7, pore rénal ; 8, anus ; 9, parapodie ; 10, bouche ; 11, bulbe ; 12, radula ; 13, œsophage ; 14, glande salivaire ; 15, jabot ; 16, gésier ; 17, plaque stomacale ; 18, estomac ; 19, foie ; 20, intestin ; 21, ventricule ; 22, artère branchiale ; 23, veine branchiale ; 24, oreillette ; 25, cavité péricardique ; 26, orifice réno péricardique ; 27, rein ; 28, ganglion cérébroïde ; 29, nerf labial ; 30, nerf optique ; 31, nerf olfactif ; 32, ganglions pédieux ; 33, ganglion pleural ; 34, ganglion sus-intestinal ; 35, commissure viscérale ; 36, ganglion génital accessoire ; 37, ganglion viscéral ; 38, ganglion sous-intestinal ; 39, ganglion bulbo-œsophagien ; 40, nerf stomato-gastrique ; 41, collier sympathique antérieur ; 42, collier sympathique postérieur ; 43, nerf sympathique viscéral ; 44, nerf commissural ; 45, nerf osphradial ; 46, ganglion osphradial ; 47, nerf palléal ; 48, glande hermaphrodite ; 49, canal efférent ; 50, vésicule séminale ; 51, glande de l'albumine ; 52, lande de la glaire ; 53, vagin ; 54, vésicule de Swammerdam ; 55, prostate ; 56, pénis.

Cette masse ganglionnaire se trouve située à droite de l'intestin et la branche gauche de la commissure passe sous l'intestin avant de venir se jeter dans le ganglion sous-intestinal. La branche droite au contraire vient contourner la face dorsale de l'intestin et vient se terminer dorsalement et à gauche dans le ganglion viscéral. Ici comme chez le *Scaphander* le nerf génital suit légèrement la branche droite de la commissure et se renfle bientôt en un ganglion génital accessoire qui semble, à première vue, faire partie

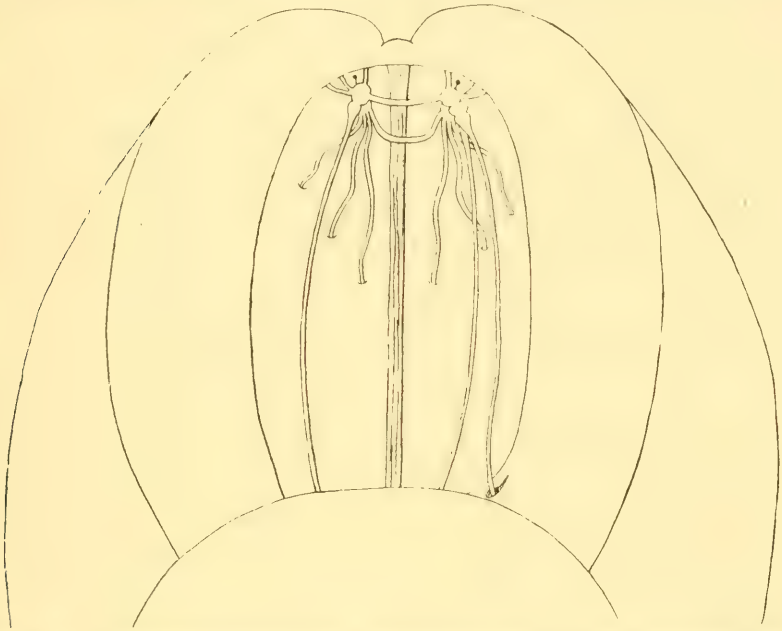


Fig. 60. — Exemplaire tératologique de *Philine aperta* où le nerf osphradial naît directement du ganglion sus-intestinal, au lieu de naître de la commissure palléo-viscérale.

de la chaîne palléo-viscérale (fig. 58). Quant à la condensation ganglionnaire, elle se manifeste par ce fait que le ganglion palléal gauche s'est fusionné complètement avec le ganglion sous-intestinal et que le ganglion sus-intestinal est venu s'accoler au ganglion palléal droit, fusionné lui-même avec le ganglion pleural droit. Ces fusions sont rendues moins apparentes par le fait que les nerfs qui en partent restent accolés un certain temps aux deux branches de la commissure, de telle sorte qu'ils semblent en naître véritablement. Cependant la direction de leur origine montre déjà à elle seule

d'où ils proviennent, et pour le nerf osphradial en particulier j'ai l'absolue certitude qu'il tire réellement son origine du ganglion sus-intestinal et reste simplement accolé un certain temps à la branche droite de la commissure palléo-viscérale. Il suffit en effet de disséquer un certain nombre de Philines pour se rendre compte que ce nerf s'en détache à des niveaux très différents. De plus ayant eu à disséquer de très nombreux exemplaires de cette espèce, j'ai eu la chance de tomber un jour sur un cas tératologique (fig. 60) où le nerf osphradial, au lieu de naître de la commissure, naissait directement du ganglion sus-intestinal, comme c'est le cas normal chez un genre voisin, le *Doridium*, que nous étudierons tout à l'heure.

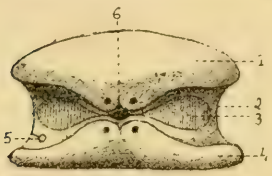



Fig. 61. — Extrémité antérieure de Philine. 1, disque céphalique ; 2, sillon céphalo-pédieux ; 3, organe de Hancock ; 4, sole pédieuse ; 5, orifice par où se dévagine le pénis ; 6, bouche.

Le centre stomato-gastrique n'offre rien de bien particulier, si ce n'est que contrairement aux descriptions de de Lacaze-Duthiers (1898) les deux anneaux nerveux occupent non pas les bords supérieur et inférieur du gésier, mais le fond des culs-de-sac compris entre cet organe d'une part et l'œsophage et l'estomac d'autre part. De plus les bandes musculaires qui réunissent les plaques masticatrices étant ici plus larges, les trois nerfs méridiens se sont dédoublés pour suivre le muscle au niveau de son insertion.

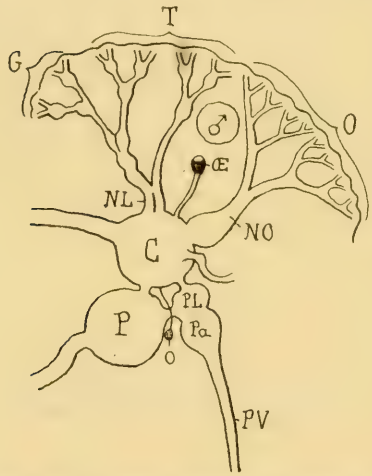



Fig. 62. — Innervation de l'organe de Hancock de *Philine aperta* ; G, région gustative ; T, région tactile ; O, région olfactive ; NL, nerf labial ; OE, œil ; NO, nerf olfactif ; ♂, orifice mâle ; C, ganglion cérébroïde ; P, ganglion pédieux ; PL, ganglion pleural ; Pa, ganglion palléal ; O, otocyste ; PV, commissure palléo-viscérale.

Les yeux sont atrophiés comme chez le *Scaphander* et libres également dans la cavité céphalique à une petite distance des ganglions cérébroïdes.

L'otocyste a été trop bien décrit par de Lacaze-Duthiers (1872) pour qu'il soit besoin d'y revenir.

Il ne diffère pas du reste du type général que nous avons décrit précédemment chez les Bulléens. L'osphradion n'offre rien de particulier.

Quant à l'organe de Hancock déjà décrit par Hancock (1852) lui-même, il fut méconnu de Vayssière (1880), qui croyait qu'il n'existait pas chez la Philine. Ceci tient à ce fait que cet organe est en réalité très petit et limité à la région antérieure du corps de chaque côté de la bouche. Mais il suffit d'écarter en ce point les sillons céphalopédieux pour apercevoir distinctement deux organes en forme de raquettes présentant une belle coloration jaune et striés verticalement (fig. 61). Ici encore l'innervation nous montre que nous avons affaire à un organe de Hancock typique (fig. 62).

**Doridium depictum.** — Le système nerveux du Doridium sera vite décrit car il nous suffit de dire qu'il est entièrement semblable au système nerveux de la Philine, du moins d'une Philine tératologique telle que celle que nous décrivions tout à l'heure et où le nerf osphradial ne se soude pas avec la branche droite de la commissure palléo-viscérale. Les autres différences sont de simples modifications de détail dues simplement à l'énorme développement du bulbe buccal, d'où il résulte que les commissures cérébroïde et pédieuse sont forcément très longues et les ganglions bulbo-œsophagiens situés très loin des ganglions cérébroïdes : la première partie du système stomato-gastrique forme donc une anse très allongée. Les ganglions bulbo-œsophagiens fournissent latéralement deux gros nerfs pour le bulbe buccal et de la courte commissure qui les réunit part un nerf radulaire impair. En arrière des ganglions bulbo-œsophagiens partent les deux nerfs stomato-gastriques, qui contournent latéralement l'estomac auquel ils fournissent de nombreux rameaux et viennent en arrière de cet organe constituer un cercle nerveux unique d'où part le plexus sympathique intestinal.

Un nerf commissural volumineux réunit le nerf stomato-gastrique droit avec l'extrémité postérieure de la branche droite de la commissure palléo-viscérale. Nous venons de nous étendre un peu longuement sur le centre stomato-gastrique du Doridium simplement parce qu'il n'avait pas été décrit par de Lacaze-Duthiers (1898).

L'œil n'arrive pas à la surface extérieure du corps, mais cependant, grâce à la grande longueur du nerf optique, il peut arriver jusqu'à la face inférieure du tégument dorsal. Les otocystes n'offrent rien de bien particulier, si ce n'est une abondance d'otolithes qui sont au nombre de cent cinquante à deux cents. L'osphradion

est identique à celui des autres Bulléens. Enfin l'organe de Hancock, de coloration noirâtre, est très visible et d'aspect pectiné. Il

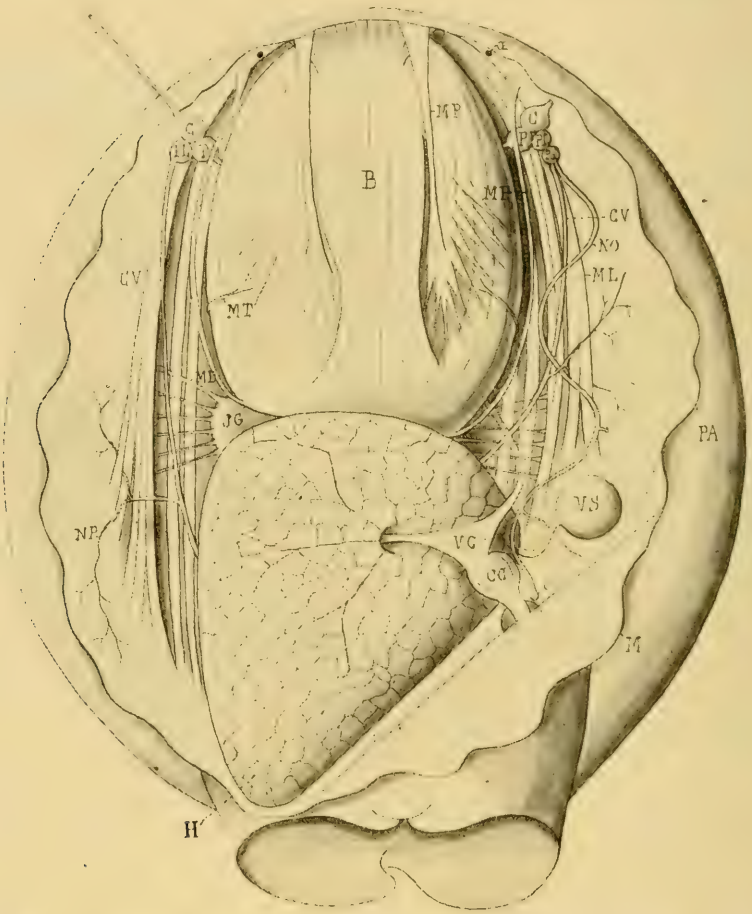



Fig. 63. — *Doridium depictum* ouvert par la face dorsale, la commissure cérébroïde ayant été coupée; B, bulbe pharyngien ; C, ganglions cérébroïdes: CV, commissure palléo-viscérale ; H, masse hépatique ; JG, estomac ; M, manteau ; MD, muscles dilatateurs de l'estomac ; ML, muscles longitudinaux; MP, muscles protracteurs du bulbe; MT, muscles pour les mouvements de torsion du bulbe ; NO, nerf osphradial ; NP, nerf palléal; O, osphradion ; OC, oreillette du cœur; OE, œil; P, ganglions pédieux; Pa, ganglion palléal; PA, parapodie ; Pl, ganglions pleuraux ; VC, ventricule du cœur ; VS, poche copulatrice.

offre toujours la même innervation et par conséquent la même valeur morphologique.

**Gastropteron rubrum.** — Cet intéressant animal étant adapté à la vie pélagique, son système nerveux, comme chez tous les animaux soumis à ce genre de vie, va subir une très forte différenciation. Cette différenciation va consister en une condensation très accen-

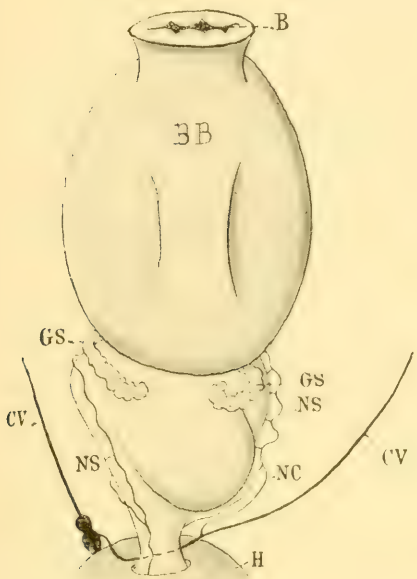



Fig. 64. — Région antérieure du tube digestif du *Doridium depictum*; B, bouche; BB, bulbe pharyngien; GS, glandes salivaires; NS, nerfs stomato-gastriques; NC, nerf commissural; CV, commissure palléo-viscérale; H, masse hépatique.

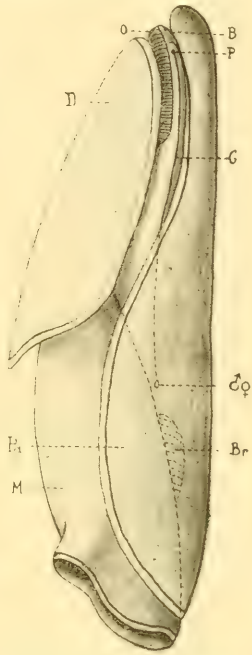



Fig. 65. — *Doridium depictum*, vu de profil; B, bouche; O, organe de Hancock; P, orifice mâle; G, gouttière génitale; ♂♀, orifice hermaphrodite; Br, branchie; Pa, parapodie; M, manteau.

tuée des ganglions qui vont tous se concentrer autour de l'œsophage. La description du système nerveux du *Gastropteron* ayant été faite d'une façon remarquable par Vayssière (1880), nous ne nous étendrons pas longuement sur ce sujet; nous ferons simplement remarquer qu'on peut le considérer comme un système nerveux de *Doridium* dont la masse ganglionnaire postérieure, formée des ganglions palléal et sous intestinal fusionnés et du ganglion viscéral, est venue s'accoler au ganglion pleural gauche. En même temps la commissure palléo-viscérale a subi un raccourcissement

considérable et est venue se placer sous l'œsophage presqu'au contact des commissures pédieuses.

Quant au centre stomato-gastrique, lui aussi est construit sur le

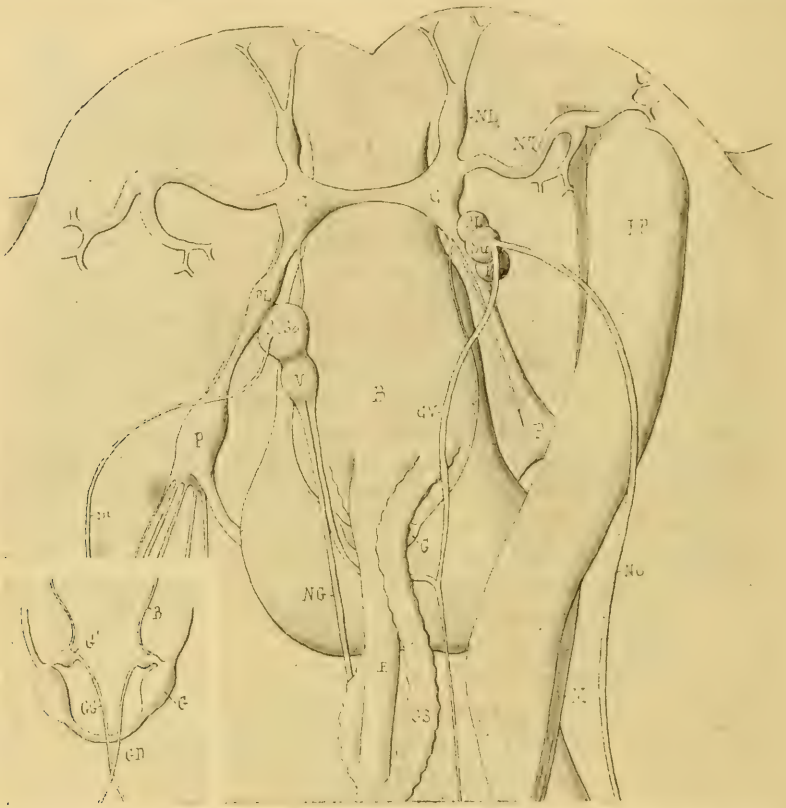



Fig. 66. — Région antérieure du *Gastropteron rubrum* pour montrer les détails du système nerveux ; B, bulbe pharyngien et (petite figure) nerfs sympathiques bulbaires ; C, ganglions cérébroïdes ; CV, commissure palléo-viscérale ; G, ganglions bulbo-œsophagiens ; G', ganglions œsophagiens accessoires ; GD, nerf stomato-gastrique droit ; GG, nerf stomato-gastrique gauche ; GS, glandes salivaires ; M, muscle protracteur du pénis ; m, nerf palléal : NG, nerf génital ; NL, nerf labial ; NO, nerf osphrapial ; NT, nerf olfactif ; OE, œsophage ; P, ganglions pédieux ; Pa, ganglion palléal ; PaSo, masse ganglionnaire formée par la fusion des ganglions palléal gauche et sous-intestinal ; PL, ganglions pleuraux ; PP, gaine du pénis ; Su, ganglion sus-intestinal ; V, ganglion viscéral.

même plan que celui du *Doridium*. La seule différence consiste dans la présence d'un ganglion accessoire, comme chez les Pleurobranches et les Nudibranches. Il semblerait donc que le *Gastropteron* soit une espèce voisine du *Doridium*, adaptée à la vie

pélagique. Nous verrons que d'autres systèmes d'organes nous amèneront à une conclusion identique.

L'œil, ici encore, se trouve libre dans la cavité céphalique, le nerf optique étant trop court pour lui permettre d'arriver au tégu-

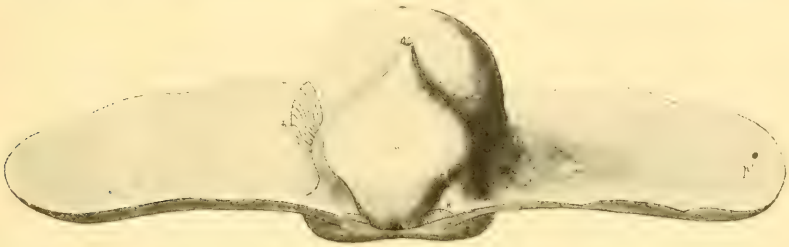


Fig. 67. — *Gastropteron rubrum* vu par l'extrémité antérieure ; branchie ; *dc*, disque céphalique ; *v*, voile buccal ; H, organe de Hancock ; *p*, pied ; *p'*, parapodie.

ment dorsal. L'otocyste et l'osphradion n'offrent rien de particulier. L'organe de Hancock n'existerait pas d'après Vayssière, mais cependant si l'on étudie les nerfs qui partent des ganglions cérébroïdes, on constate la présence d'un nerf labial et d'un nerf olfactif très volumineux et ganglionnaire dont la position, la structure et les ramifications sont trop identiques à celles des autres Bulléens pour ne pas innerver un organe de Hancock. L'innervation montre que cet organe doit être limité aux régions latérales de la bouche. En effet si l'on examine de face l'extrémité antérieure de l'animal on distingue sur les côtés de la bouche, un organe de Hancock peu pigmenté, mais absolument semblable à celui de la Philine (fig. 67).

L'étude que nous venons de faire du système nerveux des Bulléens nous a montré que ceux-ci sont considérés à tort comme des Euthyneures, car nous avons vu que le système nerveux, sauf chez *Doridium* et *Gastropteron*, est au contraire franchement Streptoneure. Nous avons vu également que le collier œsophagien, d'abord situé en avant bulbe buccal, émigre en arrière pour venir entourer l'œsophage. Les ganglions cérébroïdes, d'abord très écartés, se rapprochent peu à peu, les ganglions pleuraux leur sont toujours accolés et les autres ganglions de la commissure palléo-viscérale ont une tendance très marquée à venir se fusionner avec eux, constituant de la sorte un véritable amas ganglionnaire sus œsophagien. Il y a en un mot une tendance vers la notoneurie vraie que nous allons trouver tout à l'heure à son maximum de différenciation chez les Pleurobranches et chez les Nudibranches.

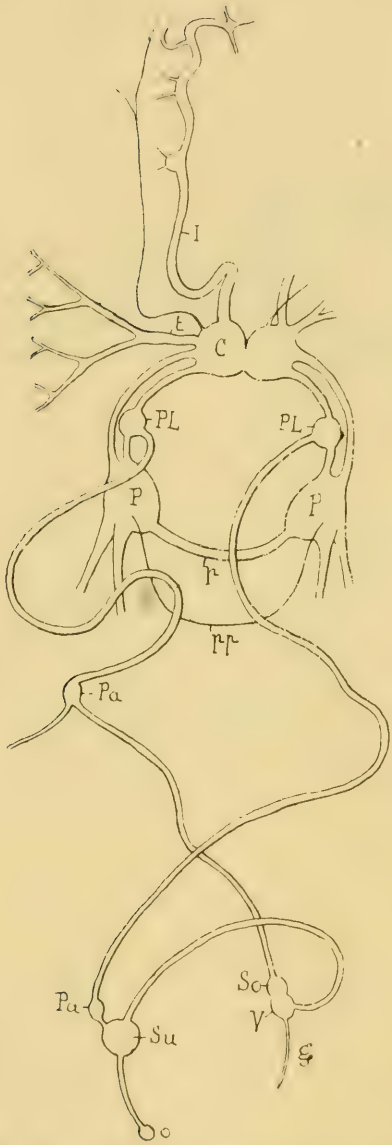



Fig. 68. — Système nerveux de l'*Acera bullata* *C*, ganglions cérébroïdes; *PL*, ganglions pleuraux: *P*, ganglions pédieux; *Pa*, ganglions palléaux; *Su*, ganglion sus-intestinal; *So*, ganglion sous-intestinal; *V*, ganglion viscéral; *l*, nerf latéral; *l*, nerf olfactif; *p*, commissure pédieuse; *pp*, commissure para-pédieuse; *g*, nerf génital; *o*, osphradion.

## APLYSIENS

**Acera bullata.** — Le système nerveux de l'*Acera* a été décrit par Von Ihering (1877) et par Pelseneer (1894). La description de Von Ihering est tout-à-fait fausse et nous n'en parlerons point. Celle de Pelseneer est également inexacte, dans ce sens qu'il a omis de citer le ganglion palléal droit et a représenté un système nerveux euthyneure, alors qu'il existe une streptoneurie très accentuée.

Il nous suffit de considérer un instant le système nerveux de l'*Acera* pour constater qu'il présente avec le système nerveux des Bulléens un certain nombre de modifications qui vont aller en s'accentuant chez les autres Aplysiens.

Le collier œsophagien est situé assez en arrière du bulbe et est traversé par l'œsophage et les glandes salivaires. Les ganglions cérébroïdes, qui étaient éloignés l'un de l'autre chez tous les Bulléens, sont ici accolés et situés à la face dorsale de l'œsophage. Les ganglions pédieux sont restés éloignés et sont par conséquent situés sur les côtés de l'œsophage. Ils sont réunis par deux longues commissures : l'une volumineuse, qui est la commissure pédieuse, l'autre grêle, qui est la commissure parapédieuse. Entre les deux passe l'aorte antérieure.

Les ganglions pleuraux sont petits et presque accolés aux ganglions pédieux, ce qui est encore un caractère qui éloigne l'*Acera* des Bulléens et que nous allons retrouver chez tous les Aplysiens. Deux connectifs assez longs réunissent chaque ganglion cérébroïde au ganglion pleural et au ganglion pédieux correspondant. Des ganglions pleuraux part en arrière une très longue commissure viscérale qui s'étend jusqu'au niveau du gésier. Du ganglion pleural droit part la branche droite qui vient se jeter au milieu du gésier dans le ganglion sus-intestinal après s'être renflé en un petit ganglion palléal. Le ganglion sus-intestinal donne un très court nerf osphradial qui se renfle bientôt en un ganglion osphradial au niveau de l'attache antérieure de la branchie. Presque au point même où il a reçu la branche droite de la commissure, le ganglion sus-intestinal donne une branche nerveuse qui est la continuation de cette commissure. Elle contourne en effet le bord droit du gésier pour venir se jeter dans un ganglion assez volumineux qui fournit le nerf génital et qui est par conséquent le ganglion viscéral.

Au-dessus de ce ganglion s'en trouve accolé un autre plus petit que Pelseneer (1894) considère à tort comme un ganglion accessoire et qui est le ganglion sous-intestinal. Il en part la branche gauche de la commissure qui passe sous le gésier, se renfle en un petit ganglion palléal considéré faussement par Pelseneer comme le sous intestinal et va se terminer dans le ganglion pleural gauche.

Le centre stomato-gastrique a été très bien décrit par de Lacaze-Duthiers (1898). Le collier œsophagien pouvant se déplacer en arrière du bulbe buccal, les connectifs cérébro œsophagiens sont assez longs, contrairement à ce que prétend cet auteur, et aboutissent à deux ganglions bulbo œsophagiens accolés. Les deux nerfs gastriques s'étendent jusqu'au niveau du gésier, où ils s'anastomosent en un réseau irrégulier qui s'étend jusqu'à l'intestin sans former d'anneau nerveux de part et d'autre du gésier. Quant au nerf commissural il se trouve compris cette fois entre le nerf palléal gauche et le plexus sympathique du gésier.

Pour nous résumer, nous voyons que le système nerveux de l'*Acera* est comme celui de *Actæon*, très voisin de celui des Streptoneures monotocardes (en particulier de certains Ténioglosses). C'est ce qu'avait fort bien observé de Lacaze-Duthiers qui compare le système nerveux de l'*Acera* à celui d'un Gastéropode Pectinibranche, en supposant toutefois le ganglion sus-intestinal reporté sur le dos du gésier. Or la comparaison est beaucoup plus frappante, puisqu'en réalité le système nerveux de l'*Acera* est franche-

ment streptoneure; mais pour s'en convaincre il faut enlever, comme nous l'avons déjà dit, le tégument dorsal tout entier. En effet, si l'on recourt au procédé classique de dissection, qui consiste à inciser l'animal sur le milieu de la face dorsale et à rabattre les deux lambeaux sur le côté, on produit de la sorte une détorsion artificielle de la branche sus-intestinal de la commissure et c'est ainsi que tous les auteurs représentent le système nerveux des Tectibranches comme euthyneure, alors que chez tous, sauf chez *Gastropteron*, il est franchement streptoneure.

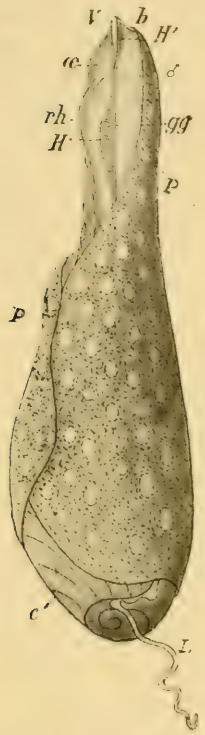



Fig. 69. — *Acera bullata* vu de profil ; V, voile ; b, bouche ; H', région tactile et H, région olfactive de l'organe de Hancock ; *o*, œil ; ♂, orifice mâle ; *rh*, rudiment de rhinophore ; *gg*, gouttière génitale ; P, pied et parapodies ; C, coquille ; L, lobe palléal postérieur.

Des organes des sens nous aurons très peu de chose à dire. Les yeux sont superficiels et situés tout à fait latéralement vers l'extrémité antérieure de la tête. En avant le tégument céphalique forme une sorte de repli mobile innervé par la branche externe du nerf labial, qui correspond par conséquent à l'organe du tact et en particulier au rudiment du voile buccal que nous avons observé chez *Haminea hydatis*. Quant à la branche interne du nerf labial elle vient se ramifier sur le côté de la bouche où se trouve vraisemblablement l'organe du goût. En arrière des yeux un autre repli mobile du tégument dorsal est innervé par les ramifications du nerf tentaculaire et correspond certainement à un rudiment de rhinophore. On voit donc, si les tentacules céphaliques ne sont pas encore différenciées, que du moins les organes des sens qui constituaient l'organe de Hancock des Bulléens sont maintenant nettement séparés.

**Aplysia punctata.** — Avec l'Aplysie nous arrivons à un système nerveux beaucoup plus différencié et par conséquent plus condensé. Le collier œsophagien est identique à celui de l'*Acera*. Des ganglions pleuraux part une longue commissure palléo-viscérale qui se dirige en arrière et à droite (type pleuroneuré de DE LACAZE-DUTHIERS) et se termine dans une masse

ganglionnaire située en avant de la cavité palléale. Certains observateurs, à l'exemple de Cuvier (1817), ont pu croire que cette masse ganglionnaire était unique, mais il suffit d'un examen un peu attentif pour s'apercevoir qu'elle est double. Toutefois la plupart des auteurs ne pouvant homologuer ces deux ganglions avec les ganglions viscéraux impairs des autres Gastéropodes admettent que ce sont des ganglions accessoires développés secondairement sur la commissure viscérale. Or on peut constater facilement au microscope qu'elle se compose en réalité de trois ganglions. Le

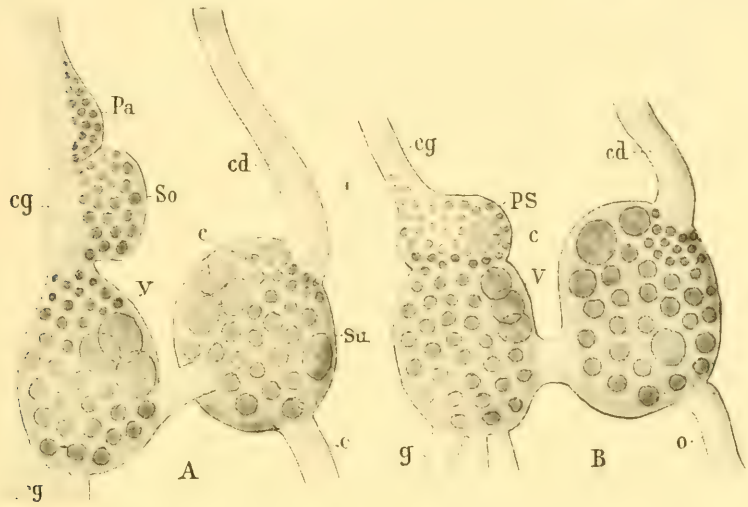



Fig. 70.— Centres nerveux viscéraux de l'Aplysie ; *cd*, branche droite et *cg*, branche gauche de la commissure palléo-viscérale ; *Pa*, ganglion palléal ; *So*, ganglion sous-intestinal ; *V*, ganglion viscéral ; *Su*, ganglion sus-intestinal ; *PS*, ganglion palléo-sous-intestinal ; *o*, nerf osphradial ; *g*, nerf génital ; c, cellules nerveuses.

ganglion de droite qui fournit le nerf palléal droit et le nerf osphradial est incontestablement le représentant du ganglion palléal droit fusionné avec le ganglion sus intestinal. Il est du reste placé dorsalement par rapport aux deux autres et c'est là la trace évidente d'un reste de streptoneurie. Quant à la masse ganglionnaire située à gauche et ventralement, le microscope montre qu'elle est en réalité formée de deux ganglions (fig. 70, *B*) : l'un postérieur plus volumineux, uni par un connectif avec le ganglion sus-intestinal et fournissant le gros nerf génital, représente le ganglion viscéral ; l'autre antérieur et plus petit, qui lui est accolé et d'où

part un nerf palléal ainsi que la branche gauche de la commissure, représente le ganglion sous intestinal fusionné avec le ganglion palléal gauche. Du reste en examinant beaucoup de ganglions viscéraux d'Aplysie au microscope, on trouve parfois le ganglion viscéral gauche dissocié en ses trois ganglions d'origine (fig. 70, *A*) (1). Un examen plus attentif nous a donc permis de ramener le système nerveux de l'Aplysie au type normal des Gastéropodes.

Les connectifs stomato-gastriques aboutissent à deux ganglions bulbo œsophagiens réunis par une courte commissure. Le reste du centre stomato gastrique répond à la description typique que nous avons donnée précédemment. Les yeux sont situés entre les deux tentacules et compris dans l'épaisseur du tégument. Ils sont très développés.

Les otocystes offrent leurs rapports normaux, mais ne renferment qu'un seul otolithe très volumineux.

Les tentacules antérieurs correspondent au voile labial de *Acera*. Ils sont en effet innervés par la branche externe du nerf labial, tandis que la branche interne se ramifie au niveau de l'orifice buccal. Quant aux tentacules postérieurs, ils sont innervés par un gros nerf tentaculaire se renflant en un ganglion d'où partent une série de rameaux nerveux, qui vont se terminer dans des éléments neuro-épithéliaux particulièrement nombreux dans le sillon terminal qui donne à ces tentacules la forme particulière d'une oreille. Ils sont donc entièrement comparables aux rhinophores des autres Gastéropodes, auxquels les recherches de Moquin-Tandon (1851 et 1854) et de Garnault (1887) permettent d'attribuer une fonction olfactive. Nous voyons donc que chez l'Aplysie les trois organes des sens qui constituaient un organe unique chez les Bulléens sont maintenant nettement séparés (pl. VII). Rien de particulier à dire de l'osphradion.

**Notarchus punctatus.** — Son système nerveux a été bien décrit par Vayssière (1885). Il présente le maximum de condensation chez les Aplysiens. Il correspond chez ces derniers au système nerveux du *Gastropteron* chez les Bulléens, tous les ganglions étant venus aussi se concentrer autour de l'œsophage. Mais chez le *Gastropteron* tous les ganglions avaient une tendance marquée à se fusionner

(1) Il est vrai qu'il arrive aussi assez souvent que le ganglion viscéral gauche constitue une masse unique. Dans un cas certainement tératologique j'ai même observé les deux ganglions viscéraux fusionnés en une seule masse.

avec les ganglions cérébroïdes, il y avait notoneurie. Chez *Notarchus* au contraire les ganglions ont une tendance à se fusionner avec les ganglions pédieux ; il y a gastroneurie.

Le collier œsophagien se compose de deux ganglions cérébroïdes accolés, de deux ganglions pédieux très rapprochés et de deux ganglions pleuraux accolés aux ganglions pédieux. Si la commissure pédieuse s'est raccourcie la commissure parapédieuse s'est au contraire allongée et l'aorte antérieure, comme chez *Acera* et *Aplysia*, continue à passer entre les deux.

La commissure palléo-viscérale est extrêmement courte. Les ganglions viscéraux constituent comme chez l'Aplysie deux masses ganglionnaires accolées ; mais la droite est juxtaposée au ganglion pleural droit, tandis qu'entre la masse gauche et le ganglion pleural gauche il existe une courte branche visible de la commissure. De la masse ganglionnaire de droite part un long nerf osphradial qui se rend au ganglion osphradial situé très loin en arrière et à droite au niveau de l'insertion antérieure de la branchie. De la masse viscérale gauche part également un long nerf génital qui se dirige aussi à droite et en arrière.

Fig. 71. — Système nerveux central de *Notarchus punctatus*. *C*, ganglions cérébroïdes ; *P*, ganglions pédieux ; *PL*, *PL'*, ganglions pleuraux ; *V*, *V'*, ganglions viscéraux ; *m*, nerfs palléaux ; *g*, nerf génital ; *o*, nerf osphradial.

Il en résulte que le système nerveux de *Notarchus* est absolument comparable à un système nerveux d'Aplysie dont les ganglions viscéraux seraient remontés le long de la commissure jusqu'au contact de l'œsophage. Le nerf osphradial et le nerf génital correspondraient en partie aux deux branches de la commissure. De plus la condensation des ganglions viscéraux est encore plus accentuée.

Rien de particulier à dire du système sympathique et des organes des sens.

D'après Vayssière (1885) et Pelseneer (1894) le genre *Aplysiella* présenterait un système nerveux presque absolument identique à celui de *Notarchus*.

Pour résumer ce que nous venons d'observer dans le système nerveux des Aplysiens, nous voyons que la streptoneurie, encore si nettement marquée chez les Bulléens, a presque disparu. Elle n'existe véritablement que chez *Acera*, elle est difficilement reconnaissable chez *Aplysia* et elle n'existe plus chez *Aplysiella* et *Notarchus*. Le collier œsophagien, qui était situé en avant du bulbe chez les plus primitifs des Bulléens est toujours situé autour de l'œsophage chez les Aplysiens. La commissure palléo viscérale se dénude de plus en plus et les ganglions nerveux ont une tendance très marquée à se fusionner les uns avec les autres.

Enfin au fur et à mesure de la spécialisation, ces ganglions tendent à se concentrer vers la face ventrale du tube digestif de manière à donner naissance à un système nerveux gastroneuré assez voisin de celui des Pulmonés.

## PLEUROBRANCHÉENS

Le système nerveux des Pleurobranches a été décrit autrefois par de Lacaze-Duthiers (1859) et Von Ihering (1877) et plus récemment complété et rectifié par Pelseneer (1894) et par Vayssière (1899).

Le système nerveux des Pleurobranches est constitué sur le type suivant. Au dos de l'œsophage existe une volumineuse masse ganglionnaire constituée par les deux ganglions cérébroïdes accolés avec lesquels les ganglions pleuraux sont toujours plus ou moins étroitement fusionnés. Une paire de connectifs cérébro pédieux et pleuro-pédieux unissent cette masse ganglionnaire aux deux ganglions pédieux qui peuvent être situés sur le côté de l'œsophage, mais qui souvent aussi viennent s'accoler à la masse antérieure. Il y a alors notaneurie vraie, tous les ganglions se trouvant reportés sur la face dorsale de l'œsophage. Quant au collier œsophagien, il est constitué par un volumineux cordon nerveux qui réunit par dessous l'œsophage les extrémités latérales de la masse ganglionnaire dorsale. Mais si l'on examine attentivement ce cordon, on constate qu'il est formé en réalité de plusieurs commissures, à savoir : une double commissure pédieuse, une commissure subcérébrale réunissant les ganglions cérébroïdes par dessous l'œsophage et une commissure viscérale unissant les deux ganglions pleuraux. Vers l'origine droite de cette dernière on observe un petit ganglion viscéral formé uniquement de quelques cellules ganglionnaires, fournissant l'innervation de la branchie et des

organes génitaux et correspondant par conséquent au ganglion viscéral et au ganglion sus-intestinal. Du reste, chez *Oscanius* ces deux ganglions existent isolément. L'osphradion n'existant pas chez les Pleurobranches le ganglion sus-intestinal se trouve forcément réduit. Quant au ganglion sous-intestinal il est vraisemblablement fusionné, avec le ganglion palléal, dans le ganglion pleural gauche fusionné lui-même avec le ganglion cérébroïde. Reste le ganglion palléal droit qui est vraisemblablement fusionné avec le ganglion pleural du même côté. En effet, si l'on étudie les nerfs qui partent des ganglions pleuraux on constate que le ganglion pleural gauche donne naissance à deux nerfs palléaux et le ganglion pleural droit à un seul, ce qui est d'accord avec la fusion ganglionnaire que nous venons d'exposer.

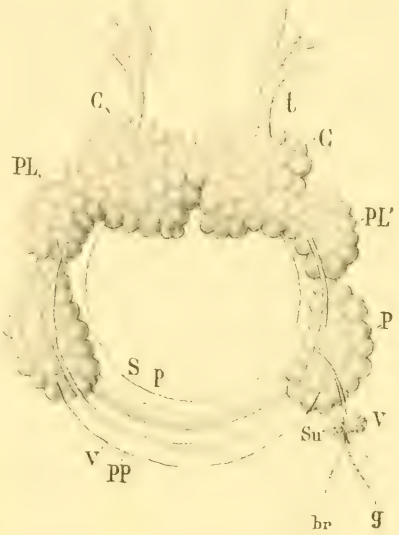



Fig. 72. — Système nerveux central de l'*Oscanius membranaceus*. *C*, ganglions cérébroïdes; *PL*, *PL'*, ganglions pleuraux; *P*, ganglions pédieux; *S*, commissure subcérébrale; *p*, commissure pédieuse; *r*, commissure palléo-viscérale; *pp*, commissure parapédieuse; *Su*, ganglion sus intestinal; *V*, ganglion viscéral; *br*, nerf branchial; *g*, nerf génital.

Le système nerveux du genre *Pleurobranchæa* est construit sur le même plan que celui des Pleurobranches, la principale différence consiste en ce que les ganglions cérébroïdes sont un peu plus écartés et réunis par une courte commissure. De même les ganglions pédieux sont assez éloignés de la masse cérébro-pleurale et situés sur les bords latéraux-ventraux de l'œsophage.

Du reste si nous étudions chez les Pleurobranchéens des formes de moins en moins différenciées nous pourrons facilement constater que les différents ganglions vont se séparer progressivement. C'est ainsi que chez *Umbrella* (fig. 73, B) les ganglions pleuraux sont nettement distincts aussi bien des ganglions cérébroïdes que des ganglions pédieux. Le ganglion pleural gauche qui fournit

l'innervation des téguments et du manteau de ce même côté correspond vraisemblablement au ganglion pleural, au ganglion palléal et au ganglion sous intestinal. Au contraire le ganglion pleural droit qui innerve à la fois les téguments, le manteau, la branchie et les organes génitaux doit correspondre au ganglion pleural, au ganglion palléal, au ganglion sus intestinal et au ganglion viscéral.

Le genre le moins différencié est bien certainement le genre *Tylodina* (fig. 73, A) qui a été placé tour à tour parmi les Bulléens et parmi les Pleurobranchéens, mais que les auteurs les plus récents, et en particulier Mazzarelli (1897), tendent à placer définitivement parmi les Pleurobranchéens. Ici non seulement les gan-

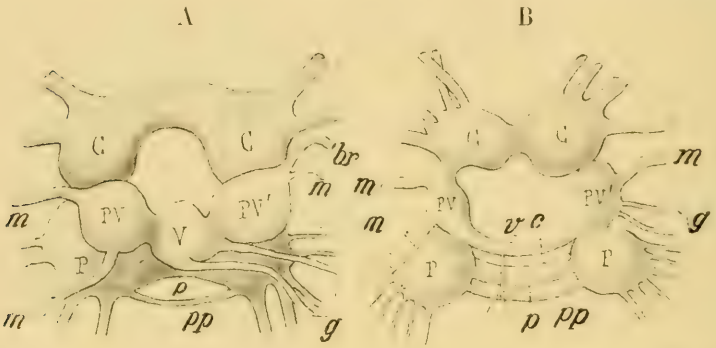



Fig. 73. — *A*, système nerveux de *Tylodina*; *B*, système nerveux de *Umbrella*; *C*, ganglions cérébroïdes ; *P*, ganglions pédieux ; *PV*, masses pleuro-viscérales; *V*, ganglion viscéral ; *p*, commissure pédieuse ; *pp*, commissure parapédieuse; *c*, commissure subcérébrale ; *v*, commissure palléo-viscérale; *br*, nerf branchial ; *g*, nerf génital ; *m*, nerf palliaux.

glions pleuraux sont distincts des ganglions cérébroïdes et des ganglions pédieux, mais encore ils sont réunis au-dessous de l'œsophage par une troisième grosse masse ganglionnaire. La masse gauche, qui innerve les téguments et le manteau, doit être considérée comme formée par la fusion du ganglion pleural, du ganglion palléal et du ganglion sous-intestinal. La masse ganglionnaire impaire qui n'innerve que les organes génitaux correspond évidemment au ganglion viscéral. Enfin le ganglion de droite qui innerve à la fois les téguments, le manteau et la branchie correspond vraisemblablement à la fusion du ganglion pleural et du ganglion palléal avec le ganglion sus-intestinal.

Comme nous avons dit précédemment que *Tylodina* était parmi les Pleurobranchéens le genre le moins différencié, ce doit être

une forme primitive se rattachant par certains caractères avec les familles voisines. En effet, alors que tous les Pleurobranchéens en sont dépourvus, Pelseneer (1894) a montré que ce genre possédait

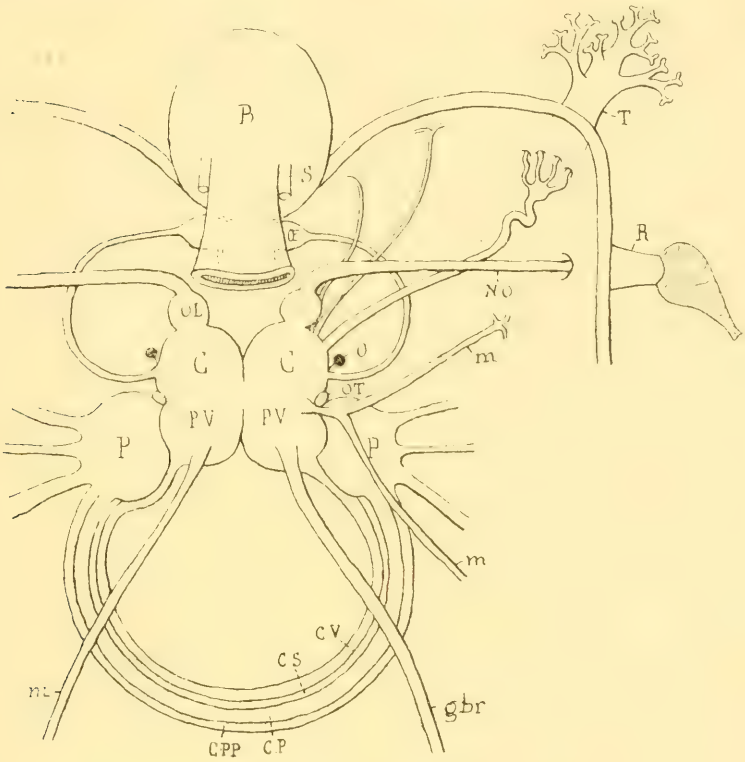



Fig. 74. — *Idalia ramosa*, système nerveux ; *B*, bulbe pharyngien relevé en avant ; *C*, ganglions cérébroïdes ; *CP*, commissure pédieuse ; *CPP*, commissure parapédieuse ; *CS*, commissure subcérébrale ; *CV*, commissure palléo-viscérale ; *gbr*, nerf génito-branchial ; *m*, nerfs palléaux ; *NO*, nerf olfactif ; *O*, œil ; *Œ*, ganglions bulbo-œsophagiens ; *OL*, ganglions olfactifs ; *OT*, otocystes ; *P*, ganglions pédieux ; *PV*, ganglions pleuro-viscéraux ; *R*, rhinophore ; *S*, conduits salivaires ; *T*, tentacule labial.

un osphradion, caractère qui le rapproche évidemment des Tectibranches. Il semble, comme le veut Pelseneer (1894), que ses affinités soient pour les Bulléens qui ont une tendance évidente vers la notoneurie, mais l'étude du système nerveux ne nous suffit pas pour oser émettre une semblable affirmation.

En réalité le système nerveux des Pleurobranchéens est construit sur un type bien distinct et l'origine de ce groupe est tout ce qu'il y a de plus incertaine. Nous avons déjà vu du reste pour d'autres organes que les Pleurobranchéens s'éloignent des Tectibranches pour ressembler beaucoup plus aux Nudibranches.

## NUDIBRANCHES

Nous prendrons comme type de Nudibranches un très bel animal que nous avons eu l'occasion de disséquer autrefois au Laboratoire de Banyuls, l'*Idalia ramosa* du groupe des Doridiens. Or, comme on peut le voir sur la figure ci-contre, c'est un simple système nerveux de Pleurobranche dont le ganglion situé sur la commissure palléo-viscérale est venu se fusionner avec le ganglion pleural droit ou, pour parler plus exactement, avec la masse cérébro-pleurale droite dont la région postérieure innerve à la fois les téguments, la branchie et les organes génitaux. C'est donc un système nerveux de Pleurobranche qui a fait encore un pas de plus vers la différenciation, c'est à dire vers la condensation ganglionnaire. La condensation est encore plus marquée chez l'*Archidoris tuberculata*.

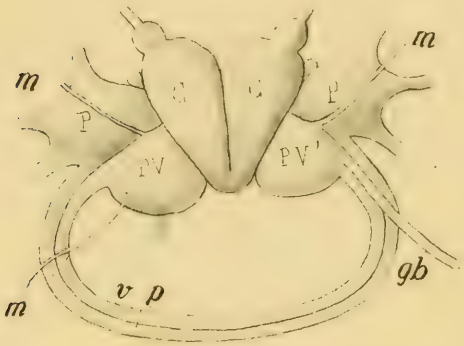



Fig. 75.— Système nerveux d'*Archidoris tuberculata*. *C*, ganglions cérébroïdes ; *T*, ganglions pédieux ; *PV*, *PV'*, ganglions pleuro-viscéraux ; *gb*, nerf génito-branchial ; *m*, nerfs palléaux ; *p*, commissure pédieuse ; *v*, commissure palléo-viscérale.

Nous sommes donc arrivés au type notoneuré vrai que nous considérons avec de Lacaze Duthiers (1888) comme caractérisant le grand groupe malacologique qui comprend les Pleurobranches et les Nudibranches. Pelseneer (1888) a bien essayé de montrer que ce groupement était artificiel, mais il s'est appuyé surtout sur les caractères particuliers du système nerveux des Sacoglosses (Elysiens) dont les centres pédieux seraient situés sous l'œsophage. Or les Sacoglosses sont encore si peu connus que certains auteurs les

placent parmi les Tectibranches, tandis que certains autres en font des Nudibranches. Il est peut-être encore prématuré de vouloir résoudre la question et j'avoue pour ma part n'être pas très convaincu par les raisons que donne Pelseneer pour prouver que les Éiysiens sont les Nudibranches les plus différenciés.

Je crains que Pelseneer qui ne redoute cependant pas les idées nouvelles se soit refusé un peu trop systématiquement à admettre le terme de notoneurie qui ne visait évidemment dans l'esprit de son auteur à rien moins qu'à réunir les Pleurobranches et les Nudibranches. J'en suis d'autant plus étonné que plus je relis le merveilleux travail de Pelseneer sur les Opisthobranches et plus je suis persuadé que les Pleurobranches doivent être définitivement séparés des Tectibranches pour être rapprochés des Nudibranches (1).

On arrive du reste à la même conclusion si l'on considère le centre stomato-gastrique et les organes des sens des Opisthobranches notoneurés. Chez les Pleurobranches et les Nudibranches le centre stomato-gastrique est caractérisé en effet par la présence d'un ganglion gastro-œsophagien accessoire situé sur le nerf gastrique à peu de distance du ganglion bulbo œsophagien. Toutefois, il est juste de dire que nous avons observé un semblable ganglion chez le genre *Gastropteron*, ce qui rapproche encore le système nerveux des Pleurobranches et des Nudibranches de celui de ce dernier genre. Des organes des sens nous aurons peu de choses à dire. Les yeux sont toujours atrophiés et presque toujours accolés à la masse nerveuse ganglionnaire, sauf chez quelques Pleurobranches où ils peuvent pénétrer dans les téguments céphaliques. Cependant grâce à la transparence des tissus il est presque toujours possible de les distinguer sous la forme de deux petits points noirs placés à la base d'insertion des tentacules.

Les otocystes renferment de nombreux otolithes.

Chez les Pleurobranches, comme chez les Nudibranches, l'organe du tact forme un voile buccal très développé et les rhinophores constituent un appareil olfactif de plus en plus compliqué.

Enfin (sauf chez *Tylodina*) l'osphradion n'existe pas. Mais en même temps qu'il a disparu, ainsi que le ganglion osphradial qui l'innerve, le ganglion tentaculaire du rhinophore a pris un énorme

(1) Le système nerveux en particulier coïncide merveilleusement jusque dans ses moindres détails. C'est ainsi que la commissure parapédieuse ne fournit jamais de nerf chez les Notoneurés et que l'aorte antérieure passe toujours en dehors des commissures pédieuses.

développement par une sorte de balancement organique. Ce ganglion se développe vraisemblablement aux dépens de nombreuses cellules ganglionnaires qui accompagnent le nerf olfactif et qui tendent à se fusionner en un ganglion unique au fur et à mesure que le rhinophore se perfectionne et s'individualise.

**Résumé.** — Une revue rapide du système nerveux des Opisthobranches nous permet de faire les conclusions suivantes :

1. La condensation des centres nerveux va de pair avec la différenciation ou la spécialisation de l'organisme.

2. Il en est de même de la détorsion de la commissure palléo-viscérale (Euthyneures).

3. Les Bulléens, qui ont des ganglions distincts et une commissure palléo-viscérale tordue, sont les plus primitifs des Tectibranches.

4. Les formes les plus primitives ont le collier œsophagien en en avant du bulbe buccal (*Actæon, Scaphander, Philine, Bulla, Doridium, Gastropteron*).

5. *Actæon* qui est le Bulléen le plus primitif offre un système nerveux streptoneure et aponotoneuré semblable à celui des Prosobranches Monotocardes d'où il semble dériver.

6. Chez les Bulléens les plus spécialisés (*Gastropteron*) le système nerveux a tendance à la notoneurie.

7. Le système nerveux des Aplysiens est épipodoneuré.

8. Chez les plus primitifs d'entre eux (*Acera*) la commissure viscérale est également tordue.

9. Chez les Aplysiens les plus spécialisés (*Notarchus*) le système nerveux tend à la gastroneurie.

10. Les Pleurobranchéens et les Nudibranches sont tous des animaux très spécialisés.

11. Chez les uns comme chez les autres le système nerveux est construit sur un plan absolument identique qui répond au type notoneuré de de Lacaze-Duthiers (1888).

12. Le système nerveux des Notoneurés se rapproche de celui des Bulléens spécialisés (*Gastropteron*).

13. Le système nerveux du *Gastropteron* se distingue de celui des Notoneurés en ce que le ganglion viscéral s'est porté à gauche et le ganglion sus intestinal à droite tandis que chez les Notoneurés le ganglion viscéral s'est porté du côté droit avec le ganglion sus intestinal.

14. La fusion primitive des ganglions cérébroïdes ou pleuraux

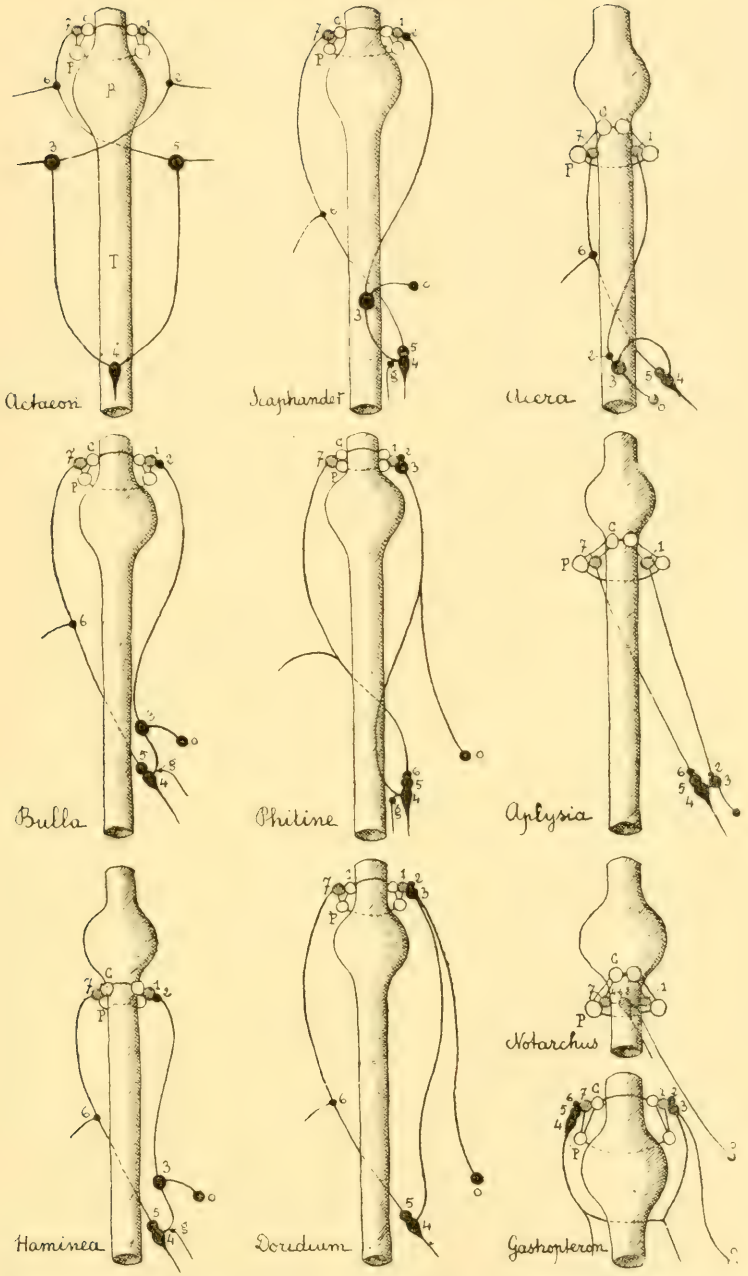



Fig. 76. — Schéma destiné à montrer les principales modifications du système nerveux dans la série des Tectibranches ; B, bulbe pharyngien ; T, tube digestif ; C, ganglions cérébroïdes ; P, ganglions pédieux ; 0, ganglion osphradial ; 1 et 7, ganglions pleuraux ; 2 et 6, ganglions palléaux ; 3, ganglion sus-intestinal ; 4, ganglion viscéral : 5, ganglion sous-intestinal.

chez les Notoneurés est également l'indice qu'ils dérivent de la forme aponotoneurée.

15. Le collier œsophagien entoure toujours l'œsophage chez les Aplysiens et chez les Nudibranches qui sont par conséquent moins primitifs que les Bulléens et les Pleurobranches où le système nerveux est toujours placé en avant du bulbe (sauf chez *Haminea*).

16. Au fur et à mesure que l'on s'adresse à des formes de plus en plus différenciées la commissure cérébroïde disparaît, la commissure palléo viscérale se raccourcit et la commissure pédieuse s'allonge.

17. Chez les Bulléens et chez les Notoneurés l'aorte antérieure passe toujours en dehors des commissures sous œsophagiennes.

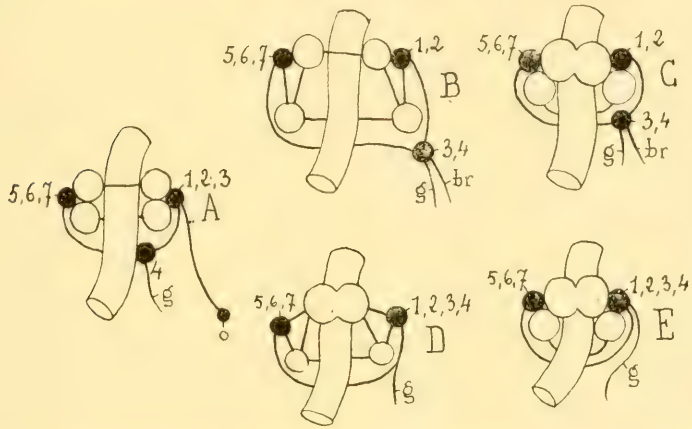



Fig. 77. — Schéma destiné à montrer les modifications du système nerveux dans la série des Notoreurés; A, *Tylodina*; B, *Pleurobranchea;* C, *Pleurobranchus*; D, *Umbrella ;* E, Nudibranches (pour les chiffres, voir la fig. 76).

18. Chez les Aplysiens l'aorte antérieure passe toujours entre la commissure pédieuse et la commissure parapédieuse.

19. Les nerfs issus de chaque masse ganglionnaire permettent toujours de retrouver les ganglions qui la constituent, la loi des connections devant toujours servir de base à l'étude du système nerveux des Mollusques.

20. Les ganglions pleuraux ne fournissent jamais de nerfs chez les Opisthobranches.

21. Tous les autres ganglions de la commissure palléo-viscérale peuvent fournir des nerfs palléaux.

22. Le ganglion sus-intestinal innerve toujours l'osphradion ou à son défaut la branchie.

23. Le ganglion viscéral innerve toujours les organes génitaux.

24. Les ganglions cérébroïdes président à l'innervation des organes des sens.

25. Les ganglions pédieux innervent le pied et ses dépendances (parapodies, pénis).

26. Les ganglions bulbo-œsophagiens et leur commissure innervent le bulbe buccal et la radula.

27. Le centre stomato-gastrique des Notoneurés est caractérisé par la présence d'un ganglion gastro-œsophagien accessoire au voisinage du ganglion bulbo œsophagien. Ce ganglion œsophagien accessoire existe aussi chez *Gastropteron* et chez *Haminea*.

28. Les yeux, chez la plupart des Opisthobranches, sont situés dans la cavité céphalique au dessous du tégument dorsal.

29. Les otocystes existent chez tous les Opisthobranches.

30. Les Tectibranches (Bulléens et Aplysiens) sont caractérisés par la présence d'un osphradion arrondi situé au niveau de l'insertion antérieure de la branchie.

31. Les Bulléens sont caractérisés par la présence d'un organe de Hancock correspondant à la fois à l'organe du goût, à l'organe du tact et à l'organe olfactif.

32. Il est vraisemblable que chez les Gastéropodes primitifs existait une ligne latérale sensorielle dont l'organe de Hancock et l'osphradion sont les vestiges.

33. L'organe de Hancock chez les Opisthobranches plus spécialisés (Aplysiens et Notoneurés) a donné naissance aux papilles gustatives, au voile buccal et aux rhinophores dans lesquels se sont spécialisés les organes du goût, du toucher et de l'olfaction.

34. Chez les formes non pourvues d'osphradion il existe un énorme ganglion olfactif à la base du rhinophore.

35. Ce ganglion olfactif est dû vraisemblablement à la fusion de toutes les cellules ganglionnaires situées sur le trajet du nerf olfactif. Ces cellules se fusionnent en un ganglion unique au fur et à mesure que le rhinophore s'individualise et se perfectionne. C'est ainsi que la concentration se rencontre chez *Aplysia* et acquiert son maximum chez les Notoneurés.

36. Tous les caractères tirés du système nerveux et des organes des sens montrent que les Pleurobranchéens doivent être retranchés des Tectibranches.

37. Les mêmes caractères montrent qu'on doit les classer avec les Nudibranches.

## CHAPITRE VIII

# STRUCTURE DES CENTRES NERVEUX

La structure des centres nerveux des Gastéropodes a été étudiée par un assez grand nombre d'auteurs parmi lesquels nous citerons : Waldeyer (1863), Trinchese (1863), Boll (1869), Schulze (1879), Leydig (1883), Vignal (1881 et 1883), Haller (1886), Nansen (1887), Garnault (1887), Bernard (1890) et de Nabias (1894 et 1899). Ces auteurs sont malheureusement loin d'être d'accord surtout en ce qui concerne la nature des prolongements des cellules nerveuses et leurs rapports avec les fibrilles des nerfs. Nous nous mêlerons d'autant moins à la discussion qu'elle n'a plus sa raison d'être à l'heure actuelle, depuis les importants travaux des Golgi, des Ramon y Cajal, des Retzius, etc., etc. Personne ne croit plus en effet aujourd'hui à l'origine indirecte des nerfs. Tout le monde sait que les fibrilles nerveuses ne sont rien autre chose que le prolongement direct de la cellule nerveuse. Aussi dans le très court chapitre que nous allons consacrer à la structure des centres nerveux chez les Opisthobranches, nous laisserons de côté les discussions qui risqueraient de nous entraîner trop loin, pour nous en tenir simplement à la structure et à la topographie des centres.

Il eût été du plus haut intérêt de rechercher l'origine des nerfs, malheureusement la méthode d'Ehrlich au bleu de méthylène nous a fourni des résultats négatifs chez tous les Mollusques. La méthode de Golgi nous a paru souvent trompeuse, résultat qui est peut-être dû soit à une installation défectueuse, soit à notre inexpérience de la méthode, soit à une réaction spéciale des animaux sur lesquels nous opérions. Quant à la méthode des coupes, employée par de Nabias, elle ne nous a pas paru répondre, comme résultats, à la somme de travail qu'elle exige ; cette méthode n'aurait d'intérêt qu'à la condition de permettre de fournir des figures très claires indiquant le trajet des fibrilles nerveuses et l'origine des principaux nerfs. Or ce travail exige l'exécution de nombreuses séries de

coupes et de nombreuses reconstructions qui, les unes et les autres, demandent un temps considérable devant lequel j'ai bien naturellement reculé, étant donné les nombreuses questions dont je désirais m'occuper Quant à donner la représentation de nombreuses coupes, comme l'a fait DE NABIAS (1894), je me serais absolument refusé à le faire, car c'est vouloir imposer aux personnes qui consultent un ouvrage de refaire complètement le travail de l'auteur.

CELLULES NERVEUSES. — Les cellules nerveuses des Mollusques Opisthobranches sont très faciles à étudier parce qu'elles sont en général très volumineuses. Elles répondent à deux types principaux. Les plus communes ont reçu le nom de *cellules ganglionnaires* proprement dites (fig. 79, G). On les rencontre surtout dans les ganglions pédieux, dans les ganglions palléo-viscéraux et dans les ganglions stomato-gastriques. Elles occupent la périphérie de ces ganglions dont le centre est occupé par les nombreuses fibrilles

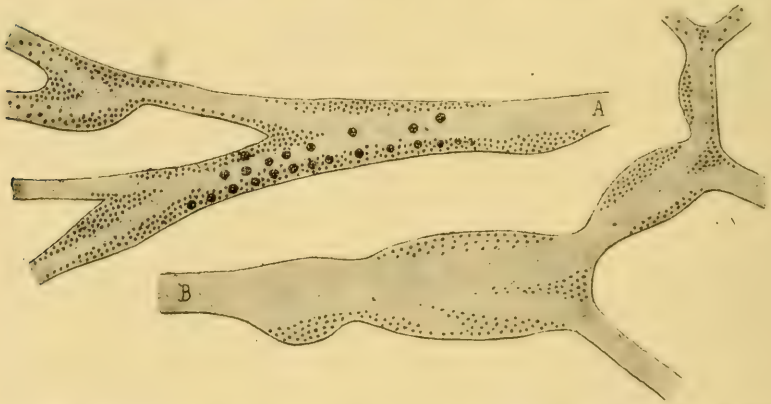



Fig. 78. — Répartition des cellules nerveuses sensitives dans les renflements ganglionnaires des nerfs sensoriels de la Philine; A, nerf olfactif; B, nerf labial.

nerveuses qui en émanent et qui constituent la *substance ponctuée de Leydig*.

Les plus petites cellules ganglionnaires sont situées du côté du centre contre la substance ponctuée et les plus volumineuses occupent la périphérie du ganglion. Ces cellules peuvent atteindre les dimensions les plus variables, suivant la situation qu'elles occupent, mais les plus volumineuses se rencontrent certainement dans le centre palléo-viscéral (fig. 79, *Su*). Toutes celles que j'ai

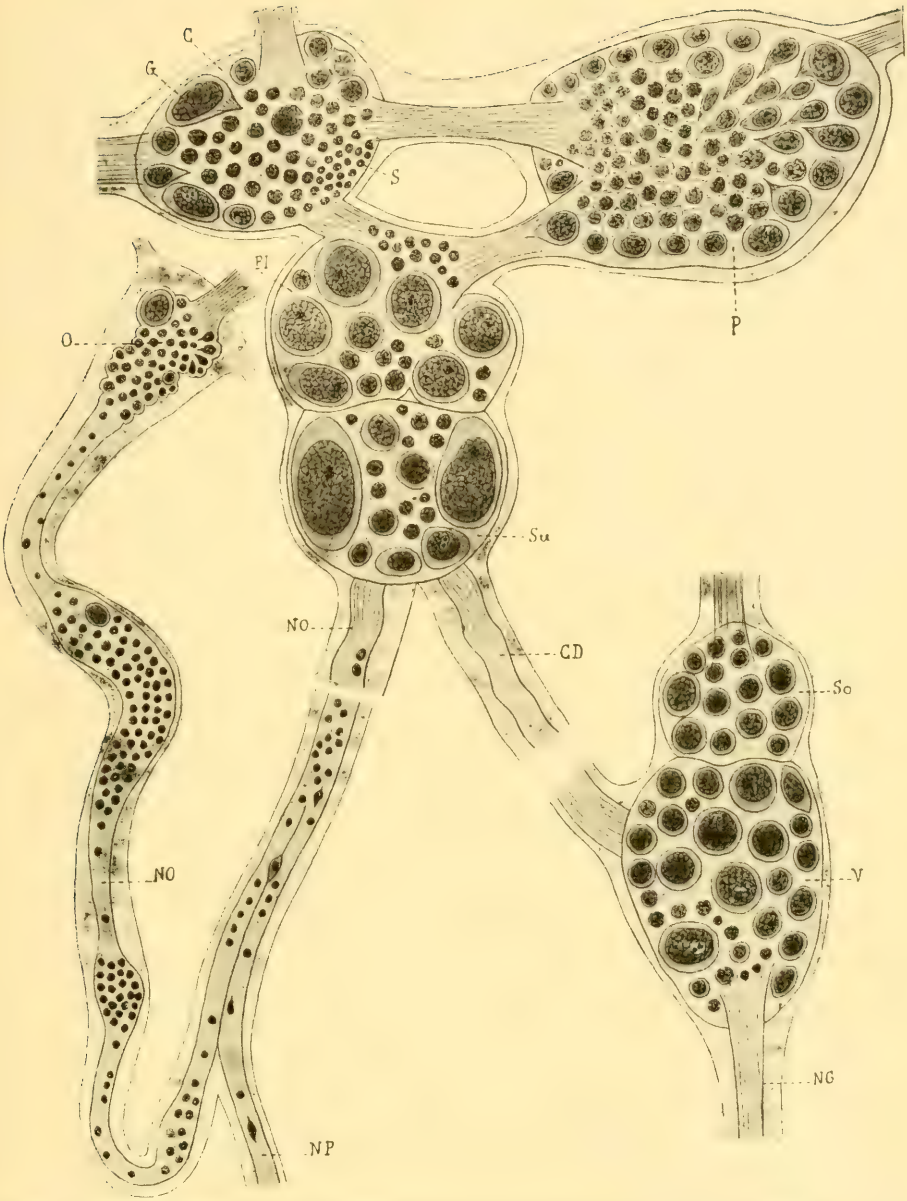



Fig 79. — Système nerveux du *Doridium depictum* ; moitié droite fortement grossie : C, ganglion cérébroïde ; P, ganglion pédieux ; Pl, masse ganglionnaire formée par la fusion du ganglion pleural et du ganglion palléal ; Su, ganglion sus-intestinal ; CD, branche droite de la commissure palléo-viscérale ; V, ganglion viscéral ; So, ganglion sous-intestinal ; NO, nerf osphradial ; NP, nerf palléal ; O, ganglion osphradial ; G, cellule ganglionnaire ; S, cellule sensitive.

observées m'ont paru être unipolaires. Ces cellules sont généralement piriformes et renferment un très volumineux noyau dans lequel on observe un ou plusieurs nucléoles. La substance protoplasmique est nettement fibrillaire et toutes les fibrilles convergent vers le prolongement axial de la cellule de manière à constituer la fibre nerveuse. Celle-ci se dirige vers le centre du ganglion et chaque fois que j'ai pu la suivre elle était toujours unique. Mais une fois arrivé dans la substance ponctuée elle se recourbe pour gagner un nerf ou un autre ganglion et on la perd de vue.

La seconde forme cellulaire est la *cellule sensorielle* (fig. 79, *S*) encore appelée par certains auteurs *cellule chromatique*. Contrairement aux cellules ganglionnaires) qui étaient grosses et piriformes, celles-ci sont toujours petites, de taille uniforme et arrondies. On ne les rencontre que dans les ganglions cérébroïdes et dans les ganglions situés sur le trajet des nerfs qui se rendent aux organes des sens (fig. 78).

Origine des nerfs. — Il est facile de constater que les nerfs prennent leur origine dans la substance ponctuée, mais il n'en est pas de même de leur continuité avec les fibres nerveuses issues des cellules ganglionnaires. Toutefois, par analogie avec ce qui se passe dans d'autres groupes voisins, il est permis de supposer que les nerfs sont formés par la réunion d'un certain nombre de fibres nerveuses issues d'un même groupe de cellules. C'est ainsi que Retzius (1892), chez les Annélides et chez les Crustacés, a pu, grâce à la méthode d'Erlich, voir les cylindraxes des cellules nerveuses pénétrer directement dans les nerfs.

Quant au névrilemme qui entoure les nerfs il n'est que la continuation du stroma conjonctif qui entoure les ganglions nerveux et dans lequel viennent se terminer un certain nombre d'artères de sorte que les éléments nerveux sont directement baignés par le liquide nourricier.

Terminaisons nerveuses sensorielles. — Celles-ci n'ont guère été étudiées chez les Gastéropodes que par Flemming (1869, 1870 et 1884), Garnault (1887), Bernard (1890), Mazzarelli (1895) et Retzius (1892). Mazzarelli est, à ma connaissance, le seul à les avoir observées chez les Tectibranches. Je n'ai pas eu l'occasion de les étudier dans ce groupe, mais je vais indiquer rapidement ce que j'ai pu observer dans le groupe voisin des Pleurobranches, dans un travail entrepris il y a quelques années au Laboratoire de Roscoff

à l'instigation de l'éminent directeur de la station. Frappé des mauvais résultats obtenus par la méthode ordinaire des coupes, qui déforme trop ou par la méthode des imprégnations, qui ne fournit que des silhouettes, j'étais résolu à n'employer que la méthode des dissociations, ou à ne couper du moins que des tissus se rapprochant le plus possible de l'état frais. Je comptais tout d'abord étudier les terminaisons nerveuses du rhinophore de l'Aplysie, mais je ne tardai pas à me convaincre que les granulations pigmentaires dont les cellules épithéliales sont absolument gorgées constituaient un inconvénient réel. Sur les conseils du professeur de Lacaze-Duthiers, je m'adressai donc au tentacule postérieur du Pleurobranche, qui a l'avantage d'être constitué par une lame aplatie très mince et très peu pigmentée. Toute la face interne de cette lame forme un certain nombre de replis transversaux dans lesquels viennent se ramifier les terminaisons ultimes du nerf tentaculaire et qui constitue vraisemblablement l'organe olfactif. Je fis un certain nombre de dissociations par le procédé de Ranvier, c'est-à-dire après macération dans l'alcool au tiers, fixation rapide à l'acide osmique et coloration au picro-carmin. La figure ci jointe montre les différentes terminaisons nerveuses que j'ai pu obtenir par ce procédé, ainsi que deux cellules épithéliales. Les cellules épithéliales se reconnaissent à leur volume, à leur noyau arrondi et à leurs deux extrémités dont l'une aplatie correspond à la cuticule, tandis que les digitations de l'extrémité opposée, en s'intriquant avec les prolongements des cellules musculaires vont constituer la membrane basale. Quant aux autres cellules, elles répondent très certainement aux cellules neuro-épithéliales observées par Garnault (1887) et par Bernard (1890) chez les Prosobranches et par Mazzarelli (1895) chez les Tectibranches. La portion protoplasmique très allongée et très étroite peut se terminer par une extrémité effilée ou plus ou moins

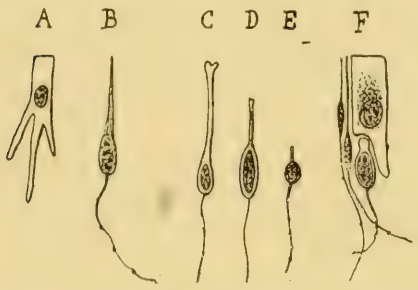



Fig. 80. — Cellules épithéliales et sensorielles du rhinophore du Pleurobranche; A, cellule épithéliale; B, C, D, E, cellules sensorielles dont le prolongement protoplasmique est plus ou moins contracté; F, cellule épithéliale, cellules sensorielles et une cellule neuro-épithéliale en bouton.

renflée en bouton, mais toujours elle s'arrête au niveau du bord cuticulaire de la cellule épidermique de soutien.

Quant au noyau il est généralement ovale ou fusiforme, entouré d'une très mince couche de protoplasma. Celui-ci se continue en arrière, par une fibrille nerveuse très nette présentant parfois une série de petits renflements analogues à ceux que l'on observe si souvent sur le trajet des neurones. Je signale d'une façon toute particulière une cellule neuro-épithéliale (fig. 80, F) à extrémité distale très courte et renflée en bouton, qui se trouve logée au dessous d'une cellule de soutien et qui pourrait correspondre à une cellule tactile destinée à percevoir les sensations de pression. Mais comme, par suite de la macération, le plateau cuticulaire des cellules de soutien avait disparu je pouvais craindre que les extrémités distales de mes cellules neuro-épithéliales ne soient également incomplètes et qu'elles ne portent en réalité un ou plusieurs cils. Je me résolus donc à faire des coupes, mais par le procédé très simple suivant. Sectionnant le tentacule d'un Pleurobranche je le traitais successivement par le sublimé acétique pour le fixer rapidement, puis par un colorant nucléaire, après quoi je l'abandonnais dans une solution fortement concentrée de gomme arabique dans l'eau. Le lendemain je prenais un morceau de colle à bouche assez épais. J'étalais le tentacule à l'une des extrémités et je le recouvrais d'une grosse goutte de la solution de gomme arabique. Après avoir laissé sécher le tout je faisais toute une série de coupes avec le rasoir à main et je recueillais les coupes dans un verre de montre rempli d'eau. Au contact de l'eau la gomme était dissoute et les coupes s'étalaient merveilleusement. Il suffisait alors de les examiner directement au microscope soit dans l'eau, soit dans l'eau glycérinée. Beaucoup de coupes étaient forcément mauvaises, mais dans le nombre il s'en trouvait de réellement minces, n'offrant qu'une seule rangée de cellules, où les tissus étaient admirablement conservés et que j'avais beaucoup plus de plaisir à considérer que les plus belles coupes à la paraffine, qui sont toujours extrêmement modifiées par le passage dans les différents réactifs. Les cellules observées étaient absolument dans le même état que celles que je pouvais obtenir par les dissociations à l'état frais. Je ne saurais donc trop conseiller ce procédé, qui a été décrit autrefois par de Lacaze-Duthiers (1877). Lorsque l'on n'a pas besoin de faire des coupes en série, il permet de se rendre compte très rapidement de la structure d'un organe ou d'un tissu et il a le mérite d'être à la fois très simple, très rapide et très

exact. La figure 81 représente deux dessins exécutés à la chambre claire et où l'on reconnaîtra très facilement les cellules de soutien que je décrivais, tout à-l'heure, ainsi que les cellules neuro-épithéliales. Mais ici du moins on peut observer tous les détails de la cellule de soutien y compris le pigment, les racines ciliaires, la bordure en brosse et les cils.

Quant aux cellules neuro-épithéliales on peut constater que leur extrémité protoplasmique ne dépasse jamais le niveau inférieur de la cuticule. Cette extrémité ne possède certainement pas de cils et elle semble pouvoir se rétracter entre les cellules de soutien. C'est ce qui nous explique que dans les macérations nous avons pu observer des longueurs et des formes variables dans la partie protoplasmique de la cellule neuro-épithéliale. Cela du reste n'a pas lieu de nous étonner puisque toute cellule sensorielle est en réalité une cellule nerveuse et nous savons aujourd'hui que le principal caractère du prolongement protoplasmique de la cellule nerveuse est précisément l'amœboisme. Quant au prolongement centripète de la cellule neuro-épithéliale, nous ne connaissons pas sa destinée, mais, par analogie avec ce que Retzius (1892) a observé chez *Arion* nous sommes en droit de supposer que chaque fibre nerveuse va se ramifier, sinon dans le ganglion, du moins dans le voisinage d'une des cellules sensitives qui sont étagées le long du nerf tentaculaire.

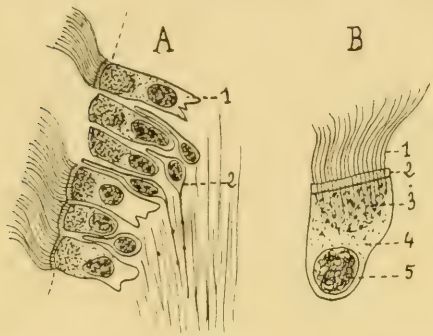



Fig. 81. — Détails histologiques du tentacule de Pleurobranche; A, coupe: 1, cellule épithéliale; 2, cellule neuro-épithéliale; B, cellule épithéliale: 1, cils vibratiles; 2, bordure en brosse; 3, racines ciliaires et pigment; 4, protoplasme; 5, noyau.

J'avais entrepris des recherches analogues sur l'organe de Hancock de la Philine, quand sur ces entrefaites j'eus connaissance du travail de Mazzarelli (1895) sur l'appareil olfactif des Bulléens. Comme les faits que j'avais déjà observés ne faisaient que confirmer les résultats de Mazzarelli et me permettaient de conclure que les terminaisons nerveuses sensorielles (fig. 82) sont analogues dans la série des Gastéropodes, je ne poussai pas mes recherches

plus avant dans cette direction. Je ne ne m'étendrai donc pas plus longuement sur ce sujet.

Résumé. — Les recherches que nous venons de résumer nous

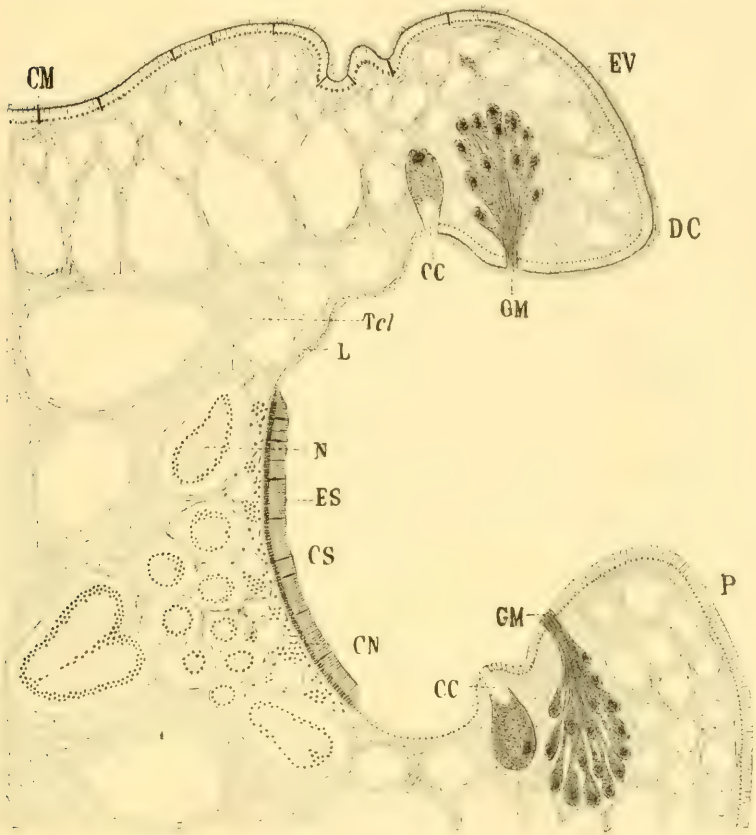



Fig. 82. — Coupe de l'organe de Hancock chez *Philine aperta* ; CM, cellules muqueuses; EV, épithélium vibratile ; DC, disque céphalique; GM, glande muqueuse; CC, cellule caliciforme; Tcl, tissu conjonctif; L, lacune sanguine ; N, nerf; ES, épithélium sensoriel; CS, cellules sensorielles; CN, cellules nerveuses sous-jacentes à l'épithélium sensoriel; P, parapodie.

permettent de conclure que le système nerveux des Opisthobranches offre une structure identique à celle des autres Gastéropodes. C'était un fait intéressant à constater, mais il nous semble superflu de le développer plus longuement.

## CHAPITRE IX

# APPAREIL REPRODUCTEUR

L'appareil reproducteur des Tectibranches a été étudié par Vayssière (1880 et 1885), Pelseneer (1894), Robert (1889 et 1890) et Mazzarelli (1889 à 1891, 1893 et 1899). Des erreurs assez nombreuses s'étant glissées dans ces différents travaux, nous allons reprendre l'étude comparative des organes génitaux des principaux Tectibranches, ce qui nous permettra de trouver de nouveaux caractères pour mieux établir les rapports des Tectibranches, soit entre eux, soit avec les groupes voisins.

**Actæon.** — L'appareil reproducteur de l'Actéon a été décrit par Bouvier et par Pelseneer (fig. 83). La glande génitale, comme chez tous les Opisthobranches dont nous aurons à parler dans ce chapitre, est hermaphrodite. Elle est située dans le tortillon et composée d'acini mâles et femelles distincts. Cette glande est enchâssée dans la masse du foie. Il en part un canal hermaphrodite assez large et sinueux qui se dirige vers l'estomac, vers le niveau antérieur duquel il s'élargit en un large conduit qui a reçu le nom d'oviducte, mais qui joue en réalité le même rôle que le canal godronné de l'Escargot, puisqu'il doit conduire à la fois les œufs et les spermatozoïdes. Ici aussi du reste les spermatozoïdes suivent une gouttière formée par deux replis internes du conduit. La partie la plus large, qui correspond à l'oviducte, reçoit en arrière deux glandes volumineuses : la glande de l'albumine et la glande de la glaire.

Dans la gouttière déférentielle s'ouvre au contraire un court canal qui se termine bientôt dans une vésicule arrondie, pleine de spermatozoïdes, qui constitue la poche copulatrice ou vésicule de Swammerdam. Après avoir passé sous le rectum l'oviducte se dirige vers la droite où il se termine par l'orifice femelle caché sous le manteau. Mais auparavant la gouttière devient un canal déférent très net qui chemine sous les téguments et se rend au pénis situé sur le côté droit de la tête, un peu en avant de l'ouverture palléale. Ce

pénis rappelle par sa forme celui du Buccin, mais il est beaucoup plus court ; il est tout entier rempli par les circonvolutions du canal déférent qui vient s'ouvrir à son extrémité. Il est dépourvu de glandes prostatiques et, fait unique chez les Opisthobranches, il n'est pas invaginable.

Il résulte de cette description que l'appareil reproducteur de l'Actéon est pourvu de deux conduits mâle et femelle distincts se détachant du conduit hermaphrodite. C'est là ce qu'on appelle le type diaule que nous n'aurons plus l'occasion de rencontrer chez les Tectibranches, mais que nous retrouverons chez les Pleurobranches et chez les Nudibranches.

L'appareil reproducteur de tous les autres Tectibranches (Bulléens et Aplysiens) est au contraire construit d'après le type monaule, c'est-à dire que le canal hermaphrodite débouche directement au dehors par un orifice hermaphrodite qui sert à l'expulsion des œufs et des spermatozoïdes. Le pénis se trouve situé à l'extrémité antérieure du corps et se trouve relié à l'orifice hermaphrodite par une longue gouttière ciliée externe que l'on connaît généralement sous le nom de gouttière génitale. Etudions maintenant les détails de cet appareil reproducteur dans la série des Opisthobranches.

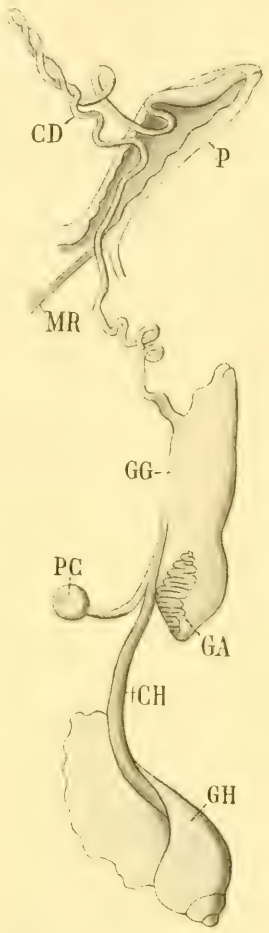



Fig. 83. — Organes génitaux de l'*Actæon tornatilis* (d'après Pelseneer) ; P, pénis ; CD, canal déférent ; MR, muscle rétracteur ; GG, glande de la glaire ; GA, glande de l'albumine ; PC, poche copulatrice ; CH, canal hermaphrodite ; GH, glande hermaphrodite.

**Scaphander lignarius.** — L'orifice hermaphrodite débouche dans un vestibule génital, ou vagin, de forme cylindrique mais peu profond. Dans ce vagin viennent s'ouvrir différents organes qui sont d'avant en arrière : 1° le conduit copulateur ;

2° le canal hermaphrodite : 3° les glandes de l'albumine et de la glaire. Un repli longitudinal divise le vagin en deux cavités : l'une antérieure pour la copulation, l'autre postérieure pour l'élimination des produits sexuels.

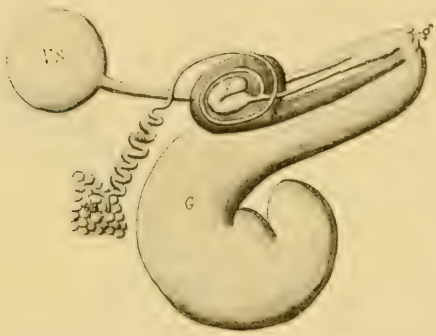



Fig. 84. — Organes génitaux du *Scaphander lignarius*; GH, glande hermaphrodite; C, H, canal hermaphrodite ; V, vésicule séminale; VS, vésicule de Swammerdam ou poche copulatrice; A, glande de l'albumine ; G, glande de la glaire; ♂, orifice hermaphrodite.

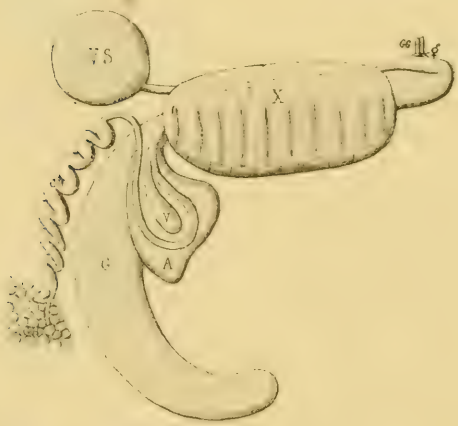



Fig. 85. — Organes génitaux de l'*Haminea navicula*. GH, glande hermaphrodite; CH, canal hermaphrodite; V, vésicule séminale; A, glande de l'albumine; G, glande de la glaire; X, glande nidamentaire annexée au vestibule génital; VS, poche copulatrice ; GG, gouttière génitale; ♂, orifice hermaphrodite.

La glande de la glaire est blanchâtre et hyaline. Elle constitue un corps cylindrique légèrement aplati dorso-ventralement, de direction d'abord transversale puis se recourbant en arrière et à droite. La glande de l'albumine également blanchâtre, mais granuleuse, occupe la région moyenne du bord antérieur de la glande de la glaire. Son canal excréteur va s'ouvrir au fond du vagin un peu en arrière du point où la glande de la glaire se déverse directement dans ce dernier.

Après sa sortie de la glande hermaphrodite, le canal hermaphrodite, d'abord très sinueux, contourne le bord antérieur de la glande de la glaire jusqu'au niveau de la glande de l'albumine. Il fait alors un tour complet sur lui-même en se dila-

tant progressivement, puis se dirige transversalement vers la droite pour aller s'ouvrir dans le fond du vagin. Mais auparavant il a reçu le conduit excréteur d'un organe réniforme assez volumineux qui joue le rôle de vésicule séminale.

La poche copulatrice, encore appelée chez les Tectibranches vésicule de Swammerdam, se trouve placée entre le gésier, le péricarde et la paroi gauche du corps. Elle est très volumineuse et son canal excréteur, que nous avons appelé canal copulateur, se dirige transversalement à droite, pour revenir, après un très long trajet, s'ouvrir au fond du vagin, dans le cul de-sac copulateur antérieur.

Le pénis est presque entièrement analogue à celui de l'*Haminea navicula* que nous étudierons dans le paragraphe suivant (voir pl. V Pe et Pr).

**Haminea navicula.** — L'appareil génital (fig. 85) est dans ses grandes lignes identique à celui du *Scaphander*. La principale différence réside dans ce fait que le vagin forme une éminence qui déborde dans la cavité palléale et que l'orifice génital se trouve reporté vers la région antérieure, de sorte qu'il s'ouvre directement dans le cul-de-sac copulateur.

Quant au vestibule génital il se replie en arrière, devient très large et très long et donne naissance à une glande nidamentaire très développée à l'époque de la ponte et qui semble correspondre à une glande analogue à celle que nous observons dans le vestibule génital des Aplysiens. L'appareil reproducteur de l'*Haminea* tiendrait donc à la fois de celui des Bulléens et de celui des Aplysiens.

L'organe copulateur de l'*Haminea navicula* peut se diviser en trois régions bien distinctes : 1° un renflement postérieure cylindrique (pl. V, Pr) présentant en avant un étranglement circulaire qui lui donne l'aspect d'un gland contenu dans sa cupule ; c'est la prostate pourvue de parois fort épaisses formées par une multitude de glandes qui déverse une substance mucilagineuse dans le canal central ; 2° un canal qui est la continuation du canal central de la prostate; 3° une partie renflée dont la cavité communique avec l'extérieur par une ouverture située à droite de la bouche et où vient se perdre l'extrémité antérieure de la gouttière génitale ; c'est la gaîne du pénis au fond de laquelle se trouve un mamelon plus ou moins développé qui est un rudiment de pénis, au sommet duquel vient s'ouvrir le canal excréteur de la prostate. Au moment du coït la gaîne se dévagine comme un doigt de gant et peut ainsi pénétrer dans l'orifice hermaphrodite d'un autre individu.

**Philine aperta.** — Le vagin est une cavité à paroi musculaire, de forme cylindrique et dont l'extrémité se trouve incurvée en arrière. Le cul-de-sac copulateur en est presque complètement séparé, ne communiquant avec lui que par un étroit orifice. Il constitue sur le côté gauche du vagin un réservoir séminal dans lequel vient se jeter en avant le conduit de la poche copulatrice.

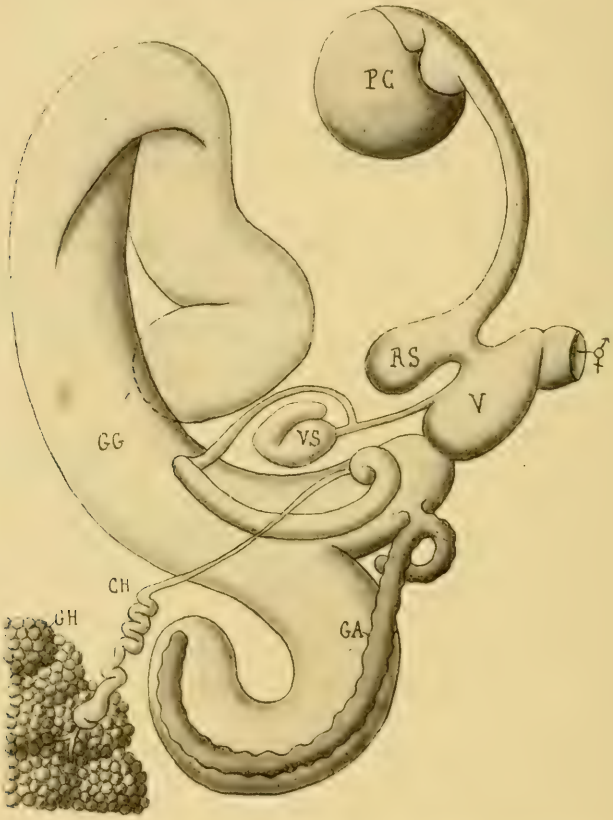



Fig. 86. — Organes génitaux de *Philine aperta* : GH, glande hermaphrodite; CH, canal hermaphrodite; VS, vésicule séminale ; V, vagin ; GA, glande de l'albumine; GG, glande de la glaire ; PC, poche copulatrice ; RS, réceptacle séminal ; ♀♂, orifice hermaphrodite.

Dans le fond du vagin s'ouvrent le canal hermaphrodite et les glandes annexes. La glande de la glaire a la forme d'un large ruban aplati contourné en forme d'S et qui communiquerait avec le vagin par la portion convexe de la boucle postérieure. Elle occupe la face

ventrale de la masse hépatique et son grand axe est oblique d'avant en arrière et de gauche à droite. La face dorsale du crochet postérieur est occupé par la glande de l'albumine dont l'extrémité se termine vers le milieu du conduit qui réunit la glande de la glaire au vagin.

L'examen microscopique de la glande hermaphrodite de la Philine nous a montré que tous les acini ne sont pas franchement hermaphrodites, mais que généralement on trouve certains lobules glandulaires dont les acini ne donnent que des spermatozoïdes et d'autres qui ne produisent que des œufs. On peut ainsi trouver dans la glande des régions mâles et femelles distinctes ; il est vrai qu'on peut aussi trouver côte à côte les différents genres d'acini comme le montre la fig. 87.

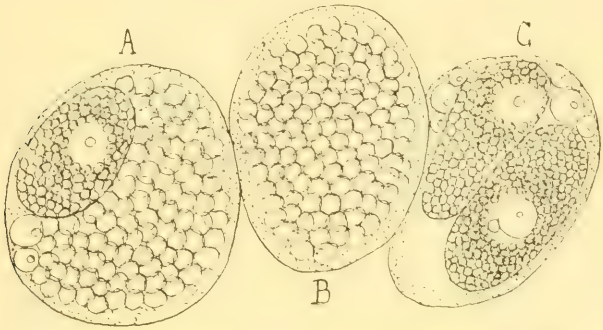



Fig. 87. — Trois acini de la glande hermaphrodite de *Philine aperta* : A, acinus hermaphrodite ; B, acinus mâle ; C, acinus femelle.

La glande hermaphrodite forme une masse de couleur orangée, qui occupe la partie postérieure du foie. Le canal hermaphrodite s'élargit presqu'aussitôt et forme cinq ou six circonvolutions. Puis vient une région très grêle qui se dilate bientôt subitement, se recourbe en forme de crosse et va finalement se terminer dans le vagin en diminuant peu à peu le diamètre et après avoir reçu le conduit excréteur d'un organe réniforme qui est encore une vésicule séminale.

Chez la *Philine aperta* la prostate se compose d'un long tube glandulaire qui forme de nombreux replis dans la cavité céphalique de l'animal, mais le canal central de cette prostate se trouve en rapport par un double conduit : d'une part avec la gaîne du pénis par un conduit relativement court et d'autre part avec le pénis par un tube excréteur formant une anse assez considérable. Ce pénis a

la forme d'une enclume dont l'une des pointes un peu plus longue possède l'orifice excréteur prostatique. Quant à la gaîne du pénis elle possède un petit cœcum latéral où vient se loger la pointe du pénis à l'état de repos (fig. 88).

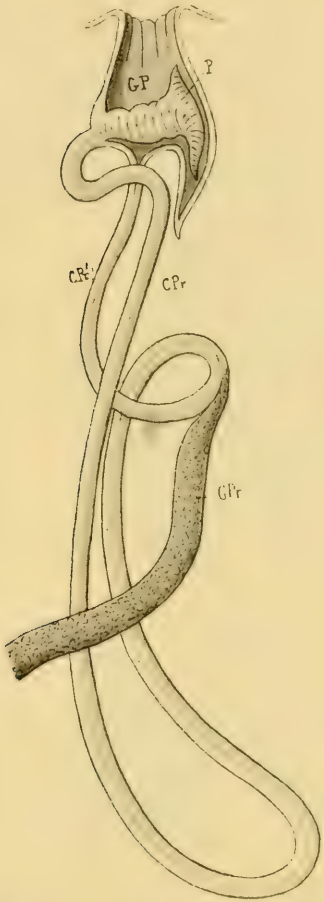



Fig. 88. — Pénis de Philine et ses annexes : GP, gaîne du pénis; P, pénis; CPr, CPr', canaux prostatiques; GPr, prostate.

**Doridium depictum.**—L'appareil génital est identique à celui de la Philine. On retrouve en effet les mêmes parties et l'on n'observe de différence que dans les détails. La principale modification consiste en une forme différente de la glande de la glaire qui se dirige d'abord en arrière puis se recourbe à gauche et vers le haut de manière à s'enrouler dans le sens des aiguilles d'une montre; il en résulte que quand la glande est très développée les bords de chaque tour s'accolent avec les précédents pour former ainsi une grande masse aplatie et elliptique, en forme de ressort de montre, qui s'étend entre la masse hépatique et la sole pédieuse. La glande de l'albumine, de forme triangulaire, se trouve située en arrière du vagin et appliquée contre l'origine de la glande de la glaire.

Vayssière (1880) a montré que le pénis forme un véritable cylindre charnu à la surface duquel on observe une rainure longitudinale due à ce que le canal prostatique est incomplètement fermé. A la base de ce pénis débouche une prostate bilobée et d'aspect framboisée, petite et à téguments très minces. La gaîne présente intérieurement des plis longitudinaux.

**Gastropteron rubrum.** — Le vagin est piriforme. Le canal copulateur est très court et conduit dans une poche copulatrice assez

volumineuse située entre la glande de la glaire et le diaphragme.

La glande de la glaire de forme globuleuse mais légèrement

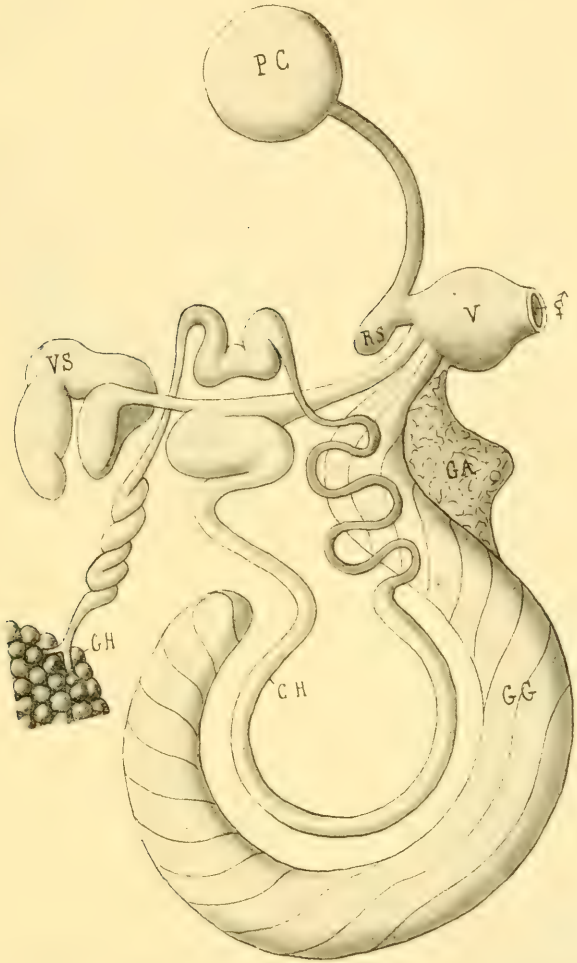



Fig. 89. — Organes génitaux du *Doridium depictum*; GH, glande hermaphrodite; CH, canal hermaphrodite; VS, vésicule séminale; V, vagin; GA, glande de l'albumine; GG, glande de la glaire; PC, poche copulatrice; RS, réservoir séminal; ♂, orifice hermaphrodite.

aplatie dorso-ventralement se trouve située immédiatement à gauche et au fond du vagin et occupe le côté droit et antérieur de

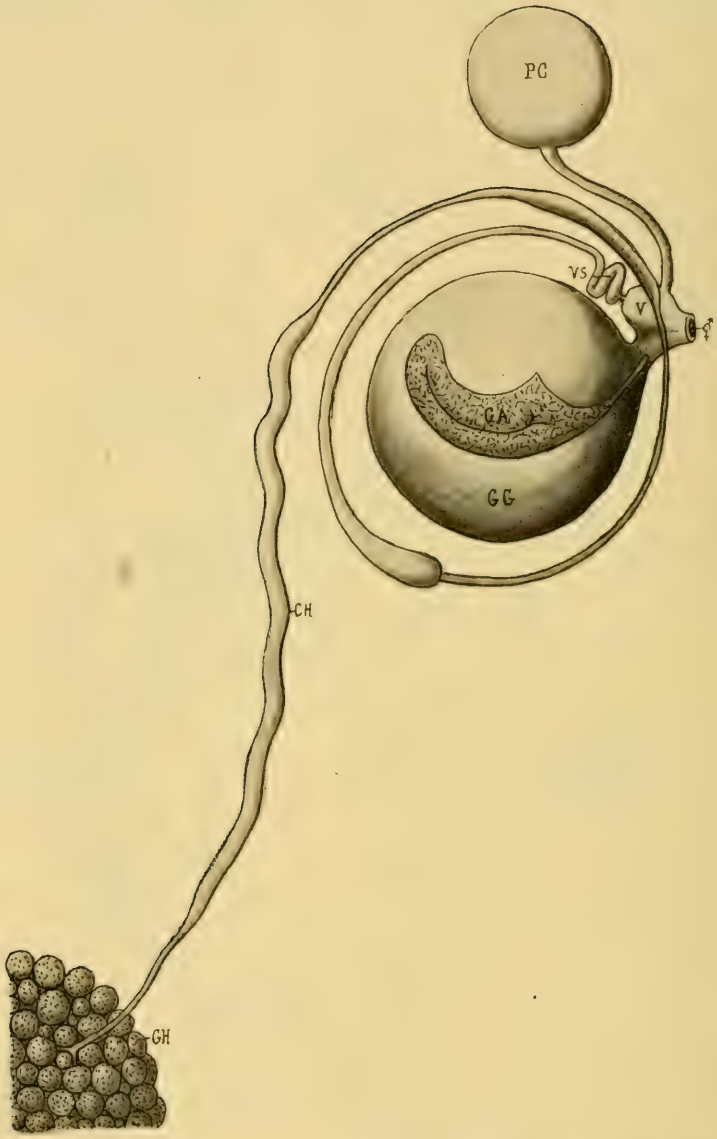



Fig. 90. — Organes génitaux du *Gastropteron rubrum*; GH, glande hermaphrodite; CH, canal hermaphrodite; VS, vésicule séminale; V, vagin; GA, glande de l'albumine; GG, glande de la glaire; PC, poche copulatrice; ♂, orifice hermaphrodite.

la cavité viscérale. La glande de l'albumine est de forme triangulaire et est appliquée sur la face dorsale de la glande de la glaire. La glande hermaphrodite occupe la partie postéro-dorsale de la masse hépatique. Le canal hermaphrodite offre les trois régions typiques que nous avons observées chez les précédents Bulléens, et vient se terminer dans la vésicule séminale qui s'ouvre directement dans le vagin.

Chez le *Gastropteron* la prostate est formée par un tube assez long terminé en cœcum, formant de nombreux replis dans la cavité céphalique. Ce tube prostatique d'aspect blanc nacré, de consistance rigide, ressemble beaucoup à celui de la Philine. Ce canal excréteur de la prostate se continue directement dans l'intérieur du pénis. Celui-ci est un organe rigide, strié transversalement et qui s'effile progressivement. Il s'étend jusqu'au niveau de l'orifice mâle, présente normalement une double flexion mais je ne l'ai pas observé replié sur lui-même comme l'a décrit Vayssière (1880). La gouttière génitale externe se continue le long de la paroi interne du sac du pénis jusqu'au niveau de la base de ce dernier organe (fig. 91).

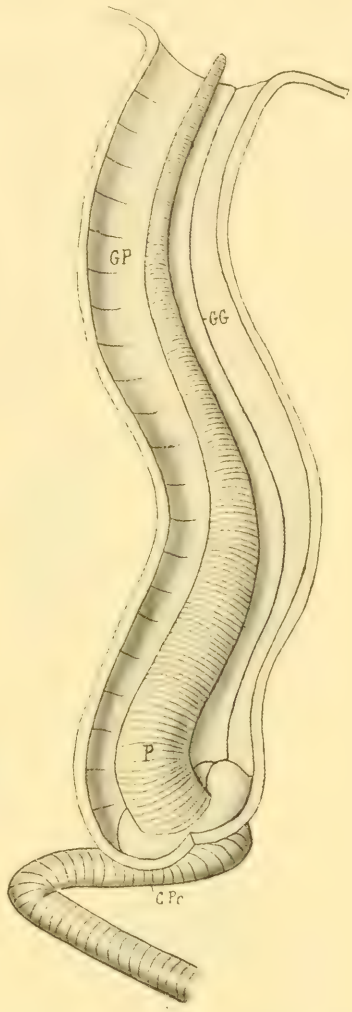



Fig. 91. — Pénis du *Gastropteron* et ses annexes : GP, gaîne du pénis ; P, pénis ; GG, prolongement de la gouttière génitale ; CPr, canal prostatique.

**Aplysia punctata.** — Après s'être dirigé transversalement de gauche à droite et d'avant en arrière le vagin reçoit le conduit copulateur et se dirige ensuite presque perpendiculairement en arrière jusqu'à la rencontre d'un

masse globuleuse assez grosse appliquée contre la face ventrale du foie et qui a reçu le nom de masse génitale annexe.

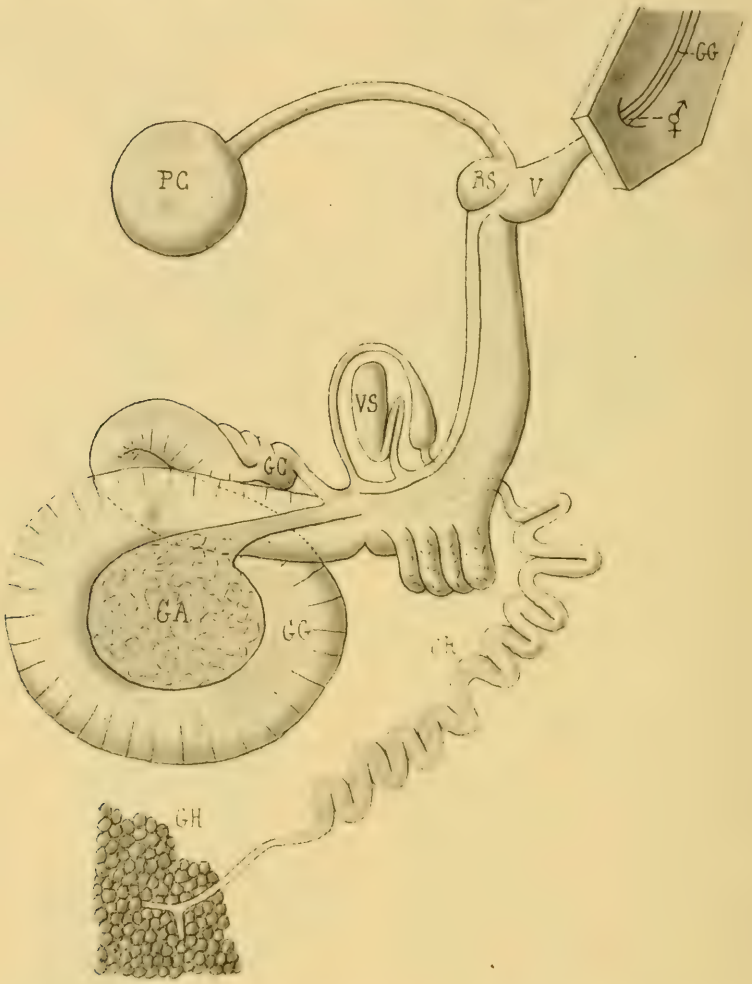



Fig. 92. — Organes génitaux de l'*Aplysia punctata*; GH, glande hermaphrodite; CH, canal hermaphrodite; VS, vésicule séminale; GA, glande de l'albumine; GC, glande contournée; GG, glande de la glaire; PC, poche copulatrice; RS, réservoir séminal; V, vagin; ♂♀, orifice hermaphrodite; CC, gouttière génitale.

Cette masse est formée par la glande de la glaire, la glande de l'albumine, la vésicule séminale et un organe de nouvelle formation

qui a reçu le nom de glande contournée. Un examen attentif montre que la région postérieure du vagin est en réalité formée par la fusion du cul-de-sac postérieur très allongé avec la portion terminale du canal hermaphrodite, ce que nous avons déjà observé chez l'*Haminea navicula*. Nous avons du reste une glande nidamentaire

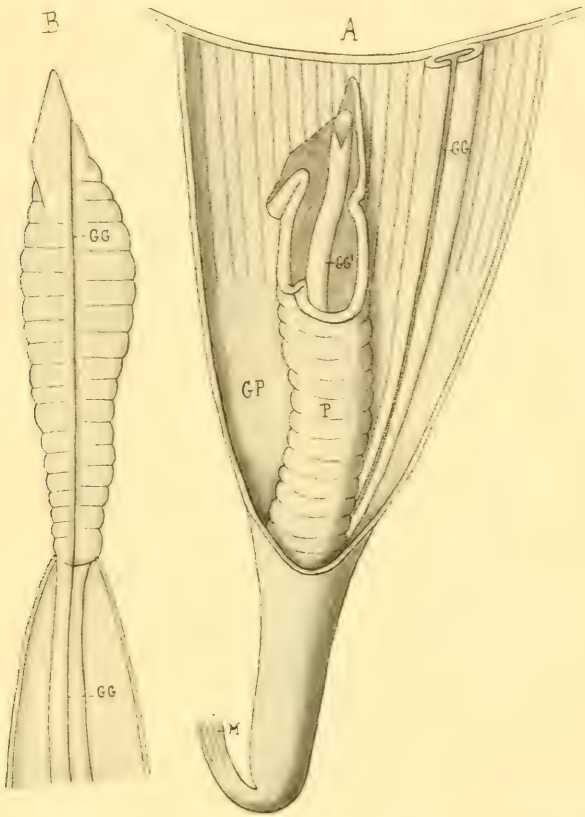



Fig. 93. — Pénis d'*Aplysia punctata* et ses annexes. A, vu dorsalement; B, le même rabattu et vu ventralement ; GP, gaîne du pénis; P, pénis ; GG, prolongement de la gouttière génitale ; GG', saillie dorsale formée par cette gouttière ; M, muscle rétracteur.

s'ouvrant aussi dans le long vestibule génital qui fait suite au vagin.

La vésicule séminale semble s'ouvrir directement dans le vagin, alors qu'elle s'ouvre en réalité dans une gouttière qui est la continuation du canal hermaphrodite. Les spermatozoïdes pourront

suivre cette gouttière pour gagner la gouttière génitale externe et le pénis, mais en débouchant du canal hermaphrodite les œufs trop volumineux vont écarter les bords de la gouttière et tomber dans le fond du cul-de-sac vaginal. Ils sont alors englués dans la sécrétion de la glande de l'albumine qui débouche en ce point, puis

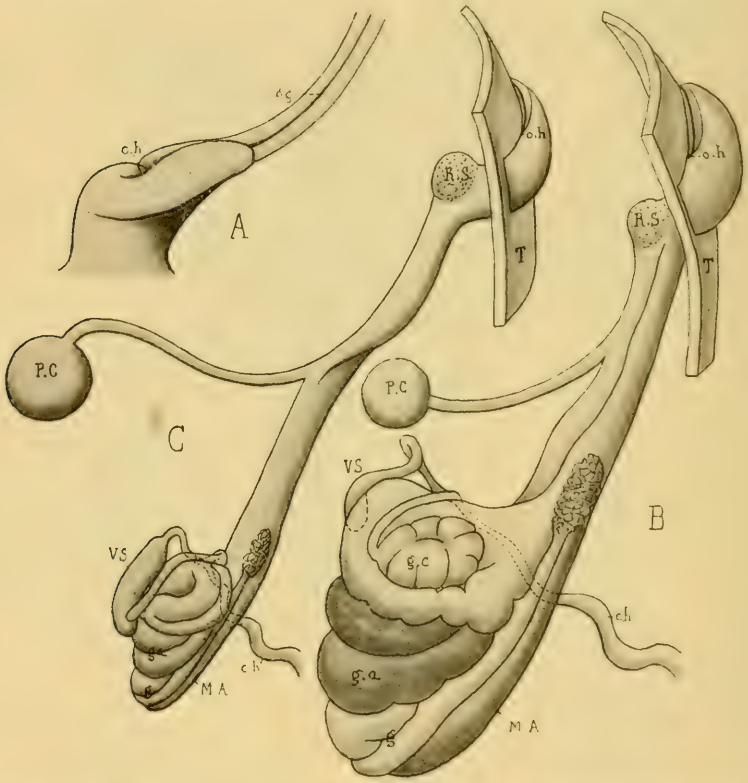



Fig. 94. — Organes génitaux de l'*Acera bullata*; A, sorte de pavillon entourant l'orifice hermaphrodite; B, organes génitaux au moment de la ponte; C, les mêmes après la ponte; *ch*, canal hermaphrodite; VS, vésicule séminale; *gc*, glande contournée; *ga*, glande de l'albumine; *g*, glande de la glaire; MA, masse génitale annexe; PC, poche copulatrice; RS, réservoir séminal; T, tégument; *oh*, orifice hermaphrodite; *gg*, gouttière génitale.

entraînés par les cils vibratiles jusque dans l'organe que nous avons appelé glande contournée. Cette glande n'est pas comme on le croyait formée par un tube très fin, pelotonné sur lui-même, mais c'est une cavité unique dont la paroi forme de nombreux replis

limitant ainsi toute une série d'alvéoles à peu près sphériques communiquant les uns avec les autres. C'est dans cet organe que prend naissance le chapelet de coques ovigères dont chacune englobe un certain nombre d'ovules. Ce chapelet est alors entraîné dans une longue glande de la glaire qui fait suite à la glande contournée et qui vient se terminer dans le fond du cul-de-sac vaginal après avoir serpenté autour de la glande albumine.

Quant au canal hermaphrodite, comme sa portion terminale s'est soudée en grande partie avec le vagin, et comme sa portion moyenne

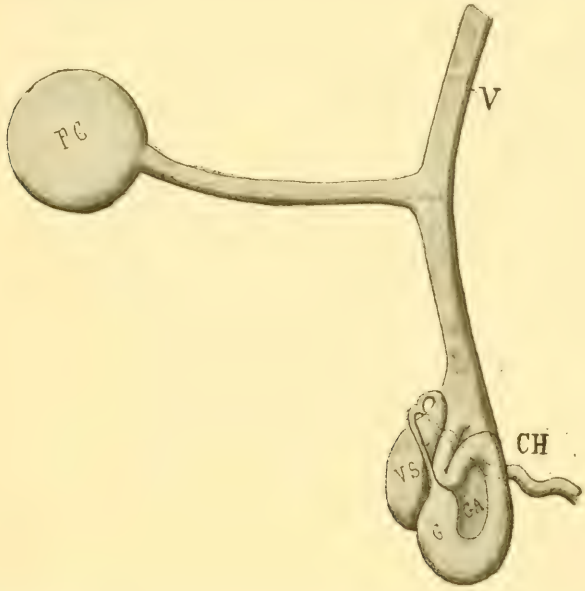



Fig. 95. — Organes génitaux du *Notarchus punctatus* ; CH, canal hermaphrodite ; VS, vésicule séminale ; G, glande de la glaire ; GA, glande de l'albumine ; PC, poche copulatrice ; V, vagin.

effilée est très réduite, on n'observe guère que la première portion qui est très renflée et très sinueuse.

La glande hermaphrodite occupe la région postérieure gauche de la masse hépatique.

Chez *Aplysia punctata* le pénis (fig. 93) est constitué par un organe cylindrique, comme annelé, effilé et taillé en biseau à son extrémité, recouvert de chitine et constituant un véritable stylet qui doit servir à l'animal d'organe d'excitation pendant les préludes de l'accouplement. Il n'existe pas de prostate, mais un simple muscle rétracteur qui vient s'insérer à l'extrémité de la gaîne du pénis. La

gouttière génitale externe pénètre dans la gaîne du pénis, parcourt la face ventrale de cet organe et se termine un peu en arrière de son extrémité terminale effilée.

**Acera bullata.** — L'appareil reproducteur de l'*Acera* est absolument identique à ce que nous venons de décrire chez *Aplysia*. Nous n'aurions à signaler que quelques légères différences de détail qui se liront facilement sur la figure 94, B.

Nous donnons ici un second dessin (fig. 94, C), pour bien montrer l'énorme réduction que subit la masse génitale annexe après la ponte. Il en est de même, chez les Bulléens, des glandes de la glaire et de l'albumine.

La figure 95 montre enfin que ce nous venons de dire de l'appareil reproducteur de l'*Acera* peut s'appliquer également en tous points à celui du *Notarchus*.

Mazzarelli, en étudiant l'appareil reproducteur d'*Aplysia limacina* et d'*Aplysia depilans*, qui sont un peu plus compliqués, était arrivé à la conviction que la glande de la glaire des Bulléens devient la glande contournée des Aphysiens, que la région postérieure du cul-de-sac vaginal donne une glande de la glaire de nouvelle formation et que la vésicule séminale est aussi un organe de nouvelle formation. L'étude des organes génitaux de l'*Aplysia punctata* nous porte à croire au contraire qu'il s'est simplement développé un nouvel organe, la glande contournée, qui s'est ouverte d'une part dans le fond du cul-de-sac vaginal et d'autre part dans l'extrémité libre de la glande de la glaire.

Pleurobranchéens. — Les organes génitaux offrent dans cette famille deux à trois orifices externes qui sont placés sur le flanc droit de l'animal un peu en avant et au-dessous du point d'insertion de la branchie. Ces orifices sont situés à côté l'un de l'autre. Le plus antérieur est l'orifice par où se dévagine le pénis; il correspond donc à l'orifice antérieur des Tectibranches qui s'est fortement déplacé vers l'arrière. L'orifice moyen correspond à l'orifice femelle et l'orifice le plus postérieur sert à déverser au dehors le contenu des glandes de la glaire et de l'albumine. Généralement ces deux derniers orifices sont fusionnés en un seul (fig. 96, ♀). La glande hermaphrodite, enchâssée dans la partie droite de la masse hépatique, donne un canal hermaphrodite long et sinueux dont le diamètre augmente progressivement en s'éloignant de la glande. Arrivé au niveau des orifices externes ce canal devient diaule, c'est-à-dire se bifurque en deux branches dont la

plus longue devient le canal déférent, tandis que la plus courte devient l'oviducte. A peu de distance de son point de départ le

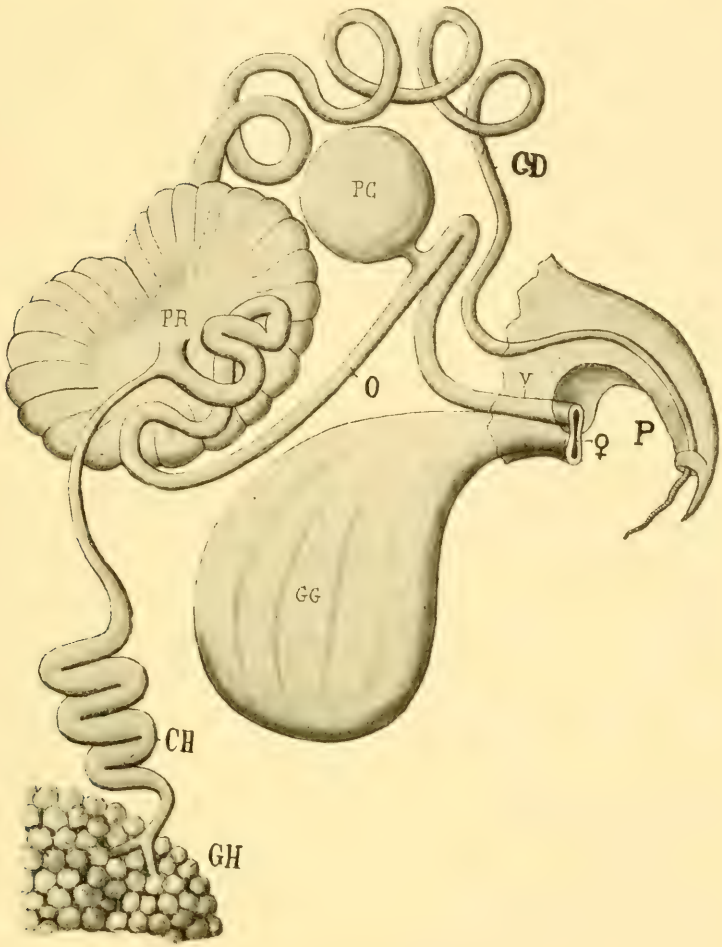



Fig. 96. — Organes génitaux de l'*Oscanius membranaceus* ; GH, glande hermaphrodite ; CH, canal hermaphrodite ; PR, prostate ; CD, canal déférent ; P, pénis ; O, oviducte ; PC, poche copulatrice ; V, vagin ; GG, masse formée par la fusion de la glande de la glaire et de la glande de l'albumine ; ♀, orifice femelle.

canal déférent traverse une glande qui est la prostate et va se terminer à l'extrémité du pénis.

A l'oviducte se trouvent annexées une ou deux vésicules : l'une

volumineuse et arrondie qui existe toujours et qui correspond à la poche copulatrice ; l'autre plus allongée qui peut ne pas exister et qui correspond au réceptacle séminal. Quant à l'orifice génital postérieur il est toujours plus ou moins en rapport avec l'extrémité de l'oviducte et débouche dans un large conduit dont la portion postérieure glandulaire très renflée est constituée par la réunion des glandes de l'albumine et de la glaire. Tel est dans ses grandes lignes l'appareil reproducteur des Pleurobranches.

Nudibranches. — Nous n'avons rien de particulier à dire, de l'appareil reproducteur si ce n'est qu'il est identique à celui des Pleurobranches. C'est du moins le cas pour les moins différenciés d'entre eux, pour le genre *Archidoris* par exemple. L'appareil reproducteur nous indique donc les mêmes affinités entre les deux familles que celles qui nous avaient été fournies par l'examen attentif du système nerveux.

Résumé. — Nous pouvons donc diviser les Opisthobranches en deux grands groupes :

1° Ceux dont les orifices génitaux sont éloignés l'un de l'autre ; ce seront les *Télégonostomes*, qui comprendront les Bulléens et les Aplysiens ;

2° Ceux dont les orifices génitaux sont rapprochés ; ce sont les *Plésiogonostomes*, qui comprennent les Pleurobranches et les Nudibranches.

Nous ferons remarquer en passant que les Télégonostomes sont tous monaules (sauf les Actæonidés qui sont diaules), c'est-à-dire possèdent un orifice génital hermaphrodite et une gouttière externe réunissant cet orifice au pénis situé assez loin en avant.

Les Plésiogonostomes sont tous diaules, c'est-à-dire possèdent un orifice mâle et un orifice femelle distincts et la gouttière externe devenue inutile a disparu. Souvent la différenciation est encore poussée plus loin et l'orifice femelle se dédouble lui-même en un orifice copulateur et un orifice pour la ponte ; on a alors le type triaule qui est fréquent chez certains Dermatobranches.

Le pénis existe chez tous les Opisthobranches. Il est invaginable chez tous (sauf chez *Actæon*) et possède généralement une glande prostatique. Toutefois cette glande n'existe pas chez les Aplysiens, sauf toutefois chez *Acera* qui en possède un rudiment sous forme d'un tube prostatique extrêmement court.

---

# TROISIÈME PARTIE

# ONTOGÉNÈSE ET PHILOGÉNÈSE

## CHAPITRE X

## DÉVELOPPEMENT DES OPISTHOBRANCHES

Les seuls travaux qui aient été publiés jusqu'ici sur le développement des Opisthobranches sont ceux de Van Beneden (1841), Stuart (1865), Lankester (1873 et 1875), Manfredi (1883), Blochmann (1883), Mazzarelli (1893), Carazzi (1900) et Georgevitch (1900) chez *Aplysia*; de Langerhans (1873) chez *Acera*, de Heymons (1892) chez *Umbrella*; de Fol (1875) et Knipowitsch (1891) chez les *Ptéropodes* et enfin de Trinchese (1880 et 1881) et de Viguier (1897 et 1898) chez les *Nudibranches*. Mais le développement des Bulléens n'a encore été le sujet d'aucun travail d'ensemble et c'est ce qui nous a déterminé à publier celui de l'un d'eux, bien que notre étude n'ait pas été poussée aussi loin que nous l'aurions désiré.

Nous allons tout d'abord tracer le développement de *Philine aperta*, après quoi nous décrirons rapidement le développement de quelques autres Opisthobranches.

### Développement de la Philine.

Si nous considérons une ponte fraîchement pondue, nous voyons qu'elle est constituée par une masse gélatineuse piriforme, de couleur légèrement orangée et dont l'extrémité effilée est fixée plus ou moins profondément dans le vase. A l'intérieur on observe un filament enroulé en spirale dans la région périphérique de la masse et qui, à la lampe, se montre constitué par une série de points blancs opaques placés l'un à la suite de l'autre comme les grains d'un chapelet.

Si nous prélevons un fragment de cette ponte et que nous le portions sous le microscope entre les deux lames d'un compresseur de Fol, nous voyons que le filament intérieur forme en réalité un véritable chapelet dont chacun des grains représente une *coque ovigère*. Chaque coque présente une forme ovale et sa substance s'effile aux deux extrémités du grand diamètre pour se continuer directement avec celle des coques voisines. Chaque coque ovigère renferme un liquide transparent comme l'eau de roche, au milieu duquel on observe l'*ovule* (fig. 99, *1*).

Fig. 97. — Ponte de Philine. Grandeur naturelle

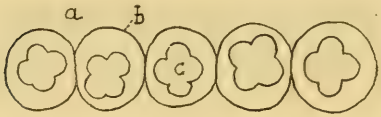



Fig. 98. — Portion grossie du ruban nidamentaire : *a*, masse gélatineuse ; *b*, coque ovigère ; *c*, embryon.

Le volume de cet ovule égale environ la moitié de celui de la coque qu'il renferme. Il présente également une forme ovale. On ne distingue pas de membrane d'enveloppe et le protoplasme est rempli de *sphères vitellines* irrégulièrement réparties et constituant deux zones distinctes. A l'une des extrémités du petit diamètre on observe une tache claire formée de protoplasme finement granuleux. C'est là le *vitellus formatif* qui renferme le noyau et qu'une zone hémisphérique plus ou moins nette sépare du *vitellus nutritif* où les sphères vitellines deviennent de plus en plus abondantes au fur et à mesure qu'on se rapproche de l'extrémité opposée du petit diamètre de l'ovule. Ces sphères vitellines ou *deutolécithes* sont des globules réfringents, colorés de teintes qui varient du jaune clair au rouge orangé, donnant cette même teinte au vitellus nutritif, tandis que le vitellus formatif, reste incolore. Dans ce vitellus formatif on observe le *noyau*, sous forme d'une tache sombre renfermant en son milieu un *nucléole* foncé situé lui-même au milieu d'un espace plus clair.

Tout près de ce noyau, mais en dehors de l'ovule, on voit deux globules réfringents dont l'un est plus volumineux que l'autre et qui constituent les *globules polaires* encore nommés *corpuscules de rebut* ou *corpuscules de direction*. C'est en effet perpendiculairement

à eux que va se faire, comme nous allons le voir, la première segmentation de l'œuf.

Pour cela la masse du noyau commence par se fondre dans le vitellus formatif et disparaît, en même temps que les granulations protoplasmiques se disposent radiairement, de manière à constituer un *aster*. Au bout de quelques minutes l'aster commence à s'allonger dans le sens du grand axe de l'ovule et donne bientôt un aster double ou *amphiaster* (fig. 99, *2*).

Le protoplasme se sépare dans la partie intermédiaire de manière à constituer un sillon qui devient de plus en plus profond et sépare finalement l'ovule en deux sphères qui restent accolées l'une à l'autre. Ces deux nouvelles cellules sont généralement de grandeur inégale : l'une d'elles étant environ un tiers plus petite que l'autre. Leur composition n'est pas non plus complètement identique. Chacune d'elles offre dans son ensemble la même structure que l'ovule, mais le vitellus nutritif est sensiblement plus abondant dans la grosse. Dès que la division s'est opérée le noyau réapparaît au milieu du vitellus formatif de chacune d'elles (fig. 99, *3* et *4*).

Par un processus de karyokynèse identique, et sur lequel nous ne voulons pas revenir, chacune de ces cellules se divise à son tour en deux. Il en résulte par conséquent quatre cellules qui diffèrent sensiblement l'une de l'autre. La grande cellule du stade précédent se scinde en deux cellules dont l'une est un peu plus riche que l'autre en vitellus nutritif; quant à la petite cellule, elle donne naissance à deux cellules de grandeur inégale dont la plus grande très riche en vitellus nutritif et la plus petite composée presque uniquement de vitellus formatif (fig. 99, *5*).

Si nous plaçons en arrière cette dernière cellule, nous aurons en avant une grosse cellule riche en vitellus nutritif, mais renfermant une notable proportion de vitellus formatif. Enfin latéralement nous avons de chaque côté une cellule composée presque uniquement de vitellus nutritif et dont l'une est déjà notablement plus grosse que l'autre. Comme nous verrons plus tard que ces deux cellules vont subir de très faibles modifications jusqu'à un stade avancé de la période larvaire et constituent les origines du foie, nous pouvons donc déjà constater que la théorie de Plate (1896) qui fait jouer un rôle prépondérant au foie dans le développement de l'asymétrie des Mollusques, n'est nullement contraire aux faits embryogéniques, comme certains auteurs paraissent tentés de le croire. Les faits que nous venons de signaler montrent du moins que chez les Mollusques, il existe une tendance très nette à l'asy-

métrie et cela dès les premiers stades de la segmentation et par conséquent bien avant le stade gastrula, comme l'a observé Conklin chez *Crépidula*.

Toutefois, en dépit de l'asymétrie très nette des quatre blastomères, il est bon de noter que leur partie la plus essentielle, le protoplasme formatif, est répandu à peu près uniformément dans chacun d'eux. Ils diffèrent donc surtout par l'adjonction très inégale du vitellus nutritif. Nous les numéroterons de A à D en commençant par le blastomère gauche et en suivant ensuite le sens des aiguilles d'une montre.

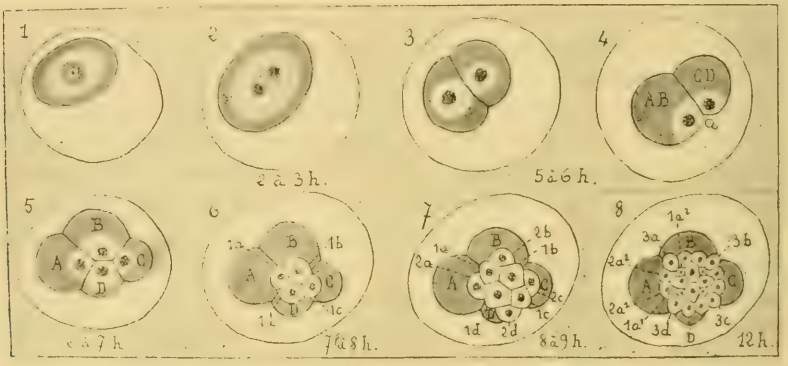



Fig. 99. — Segmentation de l'œuf de *Philine aperta*; 1 à 8, coques ovigères renfermant l'embryon à différents stades de développement : 1, ovule ; 2, formation de l'amphiaster; 3 et 4, stade à 2 cellules; 5, stade à 4 cellules; 6, stade à 8 cellules ; 7, stade à 12 cellules; 8, stade à 24 cellules ; A, B, C, D, macromères; 1a à 1d, premier quartette de micromères; 2a à 2d, deuxième quartette; 3a à 3d, troisième quartette; $1a^1$, $1a^2$, cellules résultant de la division de 1a; $2a^1$, $2a^2$, cellules résultant de la division de 2a.

Les quatre blastomères sont situés sur le même plan. Si, au lieu de les regarder de face, nous les considérons maintenant de profil, nous pouvons constater que chez chacun d'eux le protoplasme formatif occupe le même pôle et le vitellus nutritif le pôle opposé, de telle sorte que notre embryon dans son ensemble possède un pôle formatif où l'on observe le protoplasme et les noyaux et un pôle nutritif où se sont accumulés les deutolécithes. A partir de ce moment la segmentation va devenir tout-à-fait inégale.

Après disparition des noyaux, chacun des blastomères se divise en effet en deux cellules : l'une très petite constituée uniquement de protoplasme formatif et l'autre très volumineuse constituée par

le vitellus nutritif et le restant du protoplasme formatif. Notre embryon se compose donc maintenant de huit blastomères : quatre gros ou *macromères*, qui occupent le pôle nutritif et quatre petits ou *micromères* qui occupent le pôle formatif et constituent le premier quartette, que nous numéroterons de 1a à 1d (fig. 99, *6*).

Les premiers phénomènes de la segmentation ont duré environ sept heures et ceux qu'il nous reste à décrire vont évoluer encore plus rapidement.

Les quatre micromères qui viennent de se former sont tout d'abord respectivement situés au-dessus les quatre macromères qui leur ont donné naissance. Mais très rapidement, on observe un mouvement de torsion de gauche à droite, déxiotropique par conséquent, à la suite duquel les quatre micromères se trouvent placés en croix au-dessus des quatre macromères.

Bientôt les quatre macromères, par un procédé de division analogue à celui que nous venons de décrire, donnent encore naissance à quatre nouveaux micromères qui viennent se placer dans l'angle des précédents. C'est le second quartette que nous numéroterons de 2a à 2d. Nous sommes maintenant au stade XII constitué par les quatre micromères qui ont conservé leurs deutolécithes et que recouvre au pôle formatif une petite calotte composée des huit micromères, qui se présentent sous forme de petites cellules de coloration pâle (fig. 99, *7*).

A la suite d'un semblable processus de division (on est presque tenté de dire de bourgeonnement) les macromères continuant encore à produire, au niveau de leur pôle formatif, des micromères qui se divisent à leur tour, se trouvent bientôt recouverts d'une calotte périphérique de micromères. On observe en un mot la formation d'une *gastrula par épibolie* dont les micromères constituent l'*ectoderme* et les macromères l'*endoderme*. Le point de l'enveloppe ectodermique qui se fermera le dernier, se trouve naturellement à l'opposé du pôle formatif, c'est-à-dire au pôle nutritif. C'est là le *blastopore* et c'est là que nous verrons plus tard s'ouvrir la bouche de la jeune larve.

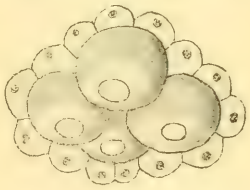


Fig. 100. — Formation de la gastrula.

Quant aux macromères nous croyons bon de signaler dès maintenant leur destinée ultérieure. Les deux macromères A et C les plus riches en vitellus nutritif, seront, comme nous l'avons déjà

dit. les origines du *foie* ; des deux autre le plus gros B sera l'origine de l'*estomac*, tandis que le petit D qui était constitué surtout de protoplasme formatif sera l'origine du *mésoderme*. Il est intéressant

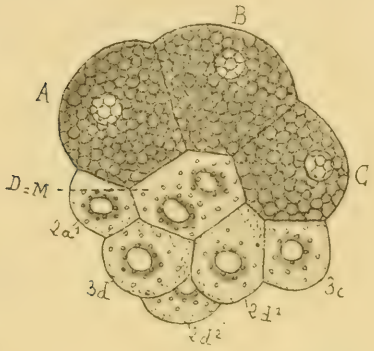



Fig. 101. — Gastrula, coupe optique montrant la formation du mésoderme aux dépens de D.

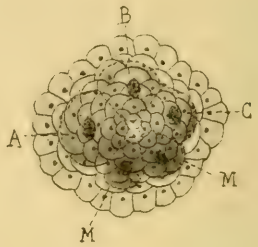



Fig. 102. — Gastrula vue par le pôle formatif: A, B, C, macromères; M, origines du mésodermes.

de noter qu'ici aussi le feuillet intermédiaire prend naissance aux dépens du feuillet endodermique par un procédé différent de celui

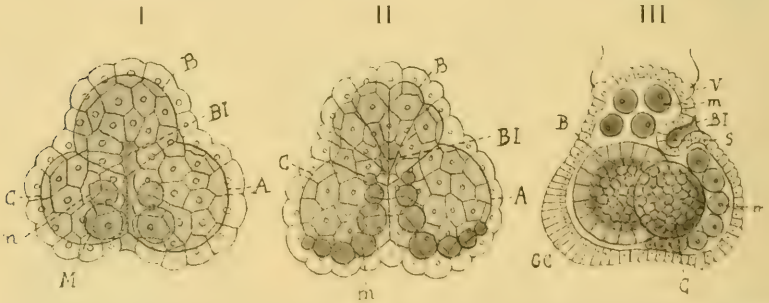



Fig. 103. —.Développement de la larve trochophore; I et II, larves vues par la face ventrale; III, larve vue de profil en coupe optique ; A, origine gauche du foie ; B, origine del'estomac; C, origine droite du foie ; M, m, cellules mésodermiques; Bl, blastopore; V, voile; S, âtomodeum; GC, glande coquillière.

qu'on observe dans la gastrula embolique, mais qui présente en réalité la même signification.

Formation du mésoderme. — Pendant la formation de la gastula, le blastomère clair D, dont nous venons de parler, se place dorsalement par rapport aux trois autres macromères, souvent même il

se divise tout d'abord en deux cellules (fig. 102). Le plan de l'embryon se trouve alors modifié. La gastrula, d'abord aplatie, devient piriforme et le blastopore prend la forme d'une fente longitudinale qui s'étend depuis le milieu de la grosse extrémité de l'embryon jusqu'au niveau du blastomère dorsal (fig. 103, I).

Celui-ci ne tarde pas à se diviser en deux, puis en quatre cellules mésodermiques, qui se placent entre l'ectoderme et l'endoderme. En même temps le blastopore se ferme progressivement d'arrière en avant ou mieux depuis la grosse vers la petite extrémité (fig. 103, II). Au point où le blastopore se ferme en premier, s'ouvrira plus tard l'anus, et la partie qui se ferme en dernier, sera celle où s'ouvrira plus tard la bouche (fig. 103, III). Les cellules mésodermiques se mettent alors à proliférer rapidement au niveau du point où le blastopore vient de se fermer et cette partie de l'embryon prend un développement relativement considérable.

Formation de la larve. — Les cellules ectodermiques se mettent alors à se diviser très activement et la surface de l'ectoderme augmentant dans de notables proportions, se détache de l'endoderme dans toute sa portion antérieure et il en résulte une vaste cavité ; les autres restant accolées aux cellules endodermiques et aux cellules ectodermiques s'étirent en forme de filaments, qui réunissent les deux feuillets et qui vont constituer l'origine du tissu conjonctivo-musculaire.

Une large invagination ectodermique se produit alors au niveau de la cavité de segmentation, pénètre à son intérieur, s'enfonce entre les deux cellules nutritives origines du foie et vient s'accoler au macromère postérieur qui est en train de se diviser.

De cette division résultent un grand nombre de petites cellules qui se disposent périphériquement, de manière à limiter entre elles une cavité qui est l'*archentéron* ou *intestin primitif* (fig. 103, III).

L'invagination antérieure au *stomodéum* s'ouvre alors dans l'archentéron qui se trouve ainsi en rapport avec l'extérieur. L'orifice externe est la *bouche* et l'invagination l'origine du pharynx, de l'œsophage et du jabot. Nous avons dès lors une larve *trochophore* de forme ovoïde dont la grosse extrémité constitue le pôle oral et la petite le pôle aboral. On pourra se rendre compte aisément que l'*axe larvaire* qui passe par ces deux pôles ne coïncide nullement avec l'*axe embryonnaire*, qui passait par les pôles formatif et nutritif. Ces deux axes forment entre eux un angle de 90° et le plan perpendiculaire qui passe par ces deux axes constitue le plan de symétrie de la larve.

Apparition des premiers rudiments d'organes. — Les premiers organes qui vont se développer maintenant sont le voile, la coquille, le pied, les otocystes et le rein.

L'un des premiers que l'on voit apparaître est le *voile*. Il se montre sous forme d'une couronne de cils entourant la région antérieure de la larve. Ces cils vibratiles sont assez longs et volumineux dès leur apparition et prennent naissance dans des cellules ectodermiques qui ne tardent pas à être plus volumineuses que les voisines, d'où résulte un véritable bourrelet cellulaire. C'est immédiatement au dessous de ce bourrelet que s'est formée la bouche qui est antérieure et ventrale. Dès que les cils apparaissent l'embryon

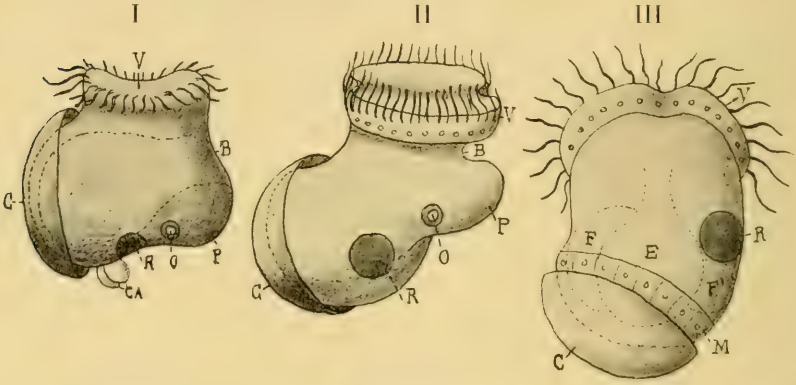



Fig. 104. — Trois stades successifs du développement de la larve véligère : I et II, profil ; III, face dorsale ; B, bouche ; C, coquille ; CA, cellules anales ; E, estomac ; F, F', foie ; M, manteau ; O, otocystes ; P, pied ; R, rein définitif ; V, voile. Le rein d'abord ventral évolue vers la droite et la coquille dorsale s'incline vers la gauche.

commence à se mouvoir. On observe d'abord des mouvements à peine perceptibles et qui deviennent de plus en plus accentués jusqu'à ce que la larve se mette à tourner à la façon d'une toupie.

Vers la même époque et au pôle opposé à l'invagination œsophagienne, c'est-à-dire vers la région postérieure et dorsale, on voit les cellules ectodermiques s'épaissir et s'invaginer, pour constituer une *invagination préconchylienne* très réduite. Au lieu de se dévaginer au dehors, comme c'est le cas chez la plupart des Gastéropodes, il se produit alors à un phénomène identique à celui décrit par H. Fol chez *Cymbulia*.

L'invagination se referme simplement et la coquille se développe aux dépens des cellules ectodermiques qui entouraient l'orifice.

Elle offre donc, dès le début, une forme en verre de montre. Quant à la petite invagination close, elle se résorbe simplement, ou bien, comme c'est le cas général pour les pontes provenant de Santec, elle donne naissance à une ou plusieurs masses tuberculeuses d'apparence calcaire ou cornée, qui resteront adhérentes à la coquille après résorption de l'invagination qui leur a donné naissance (fig. 105, *c'*). Au fur et à mesure que la coquille se développe, elle repousse devant elle un bourrelet périphérique ectodermique qui constitue l'origine du *manteau* (fig. 104, III).

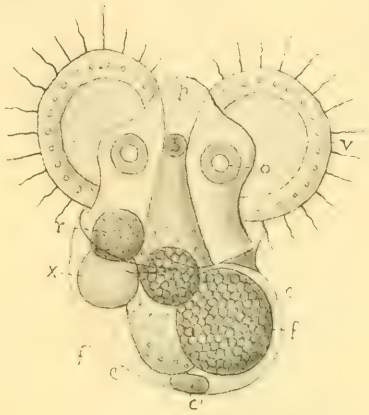



Fig. 105. — Larve végilère provenant d'une ponte de Santec; *b*, bouche; *c*, coquille; *c'* masse calcaire résultant de la résorption de l'invagination préconchylienne; *e*, estomac; *f*, *f'* foie; *o*, otocyste; *p*, pied; *r*, rein; *v*, voile; *x*, origine du cœlome.

Mais les cellules ectodermiques de la région ventrale de la larve se sont également épaissies et des cellules mésodermiques viennent s'accumuler en grand nombre entre cet épaississement et l'endoderme sous jacent. Il en résulte une sorte de gibbosité qui en continuant à se développer va donner naissance au *pied*. Dès que celui-ci commence à être à peine apparent, on voit se former de chaque côté, au-dessous de la bouche, une invagination qui ne tarde pas à se fermer et à s'enfoncer au milieu des cellules mésodermiques; ce sont les *otocystes*. En même temps vers la partie postérieure du pied, on voit naître un organe pigmenté qui constitue l'*œil anal* de de Lacaze-Duthiers et Pruvôt que l'on considère généralement aujourd'hui comme étant l'origine du *rein définitif*. Nous n'avons pu reconnaître s'il était d'origine ectodermique ou mésodermique.

Enfin, au pôle postérieur de la larve, au point même où avait commencé à se fermer le blastopore, nous voyons deux cellules ectodermiques devenir vacuolaires et se détacher presque des voisines; ce sont les *cellules anales* ou *cellules de Langherans*, qui ne nous ont pas paru aussi constantes qu'on a coutume de les décrire. Mais la coquille se développe et les cellules épidermiques refoulées par les cellules mésodermiques qui occupent les régions vélaire et

pédieuse, sont repoussées dans la région sous-jacente à la coquille, région qui va prendre un grand développement et constituer en quelque sorte l'abdomen de la larve. Il en résulte que les cellules anales qui, en réalité, n'ont pas changé de place, se trouvent maintenant occuper une situation ventrale, et semblent s'être rapprochées de la bouche, alors qu'en réalité elles se trouvent à la même distance. C'est ainsi que se produit la *flexion larvaire* qui est, on le voit, plus apparente que réelle.

A partir de ce moment la larve va évoluer très rapidement, aussi pour introduire plus de clarté dans notre description, nous allons étudier séparément le développement de chaque organe.

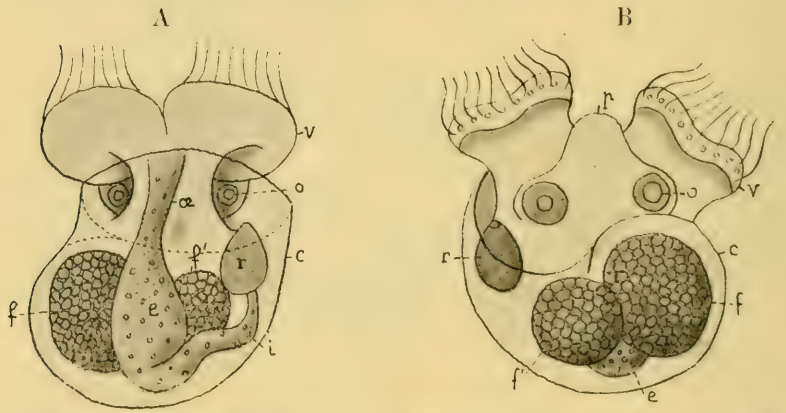



Fig. 106. — Larves véligères vues par la face dorsale (A) et par la face ventrale (B); *c*, coquille; *e*, estomac; *f*, *f'*, foie; *i*, intestin; *o*, otocystes; *œ*, œsophage; *p*, pied; *r*, rein; *v*, voile.

*Voile.* — Sur des larves vivantes, colorées par le bleu de méthylène, il est facile de déceler les noyaux des cellules du voile. On constate que ces dernières semblent constituer tout d'abord deux rangées contiguës. Mais dans la suite du développement ces cellules s'intriquent vraisemblablement les unes entre les autres, car on n'observe plus qu'une rangée unique. Les cils qui ont acquis leur grandeur définitive dès le début ne subissent aucun accroissement.

Le voile d'abord circulaire ne tarde pas à prendre une forme toute particulière par suite d'une inégalité d'accroissement. En effet il cesse bientôt de croître au niveau de la bouche et dorsalement, tandis qu'il continue à se développer latéralement. Il en résulte deux grands disques moteurs latéraux séparés par une

profonde gouttière à l'une des extrémités de laquelle se trouve la bouche. En même temps les cellules mésodermiques du voile se différencient sous forme de fibres musculaires ramifiées qui lui permettent d'acquérir une grande mobilité. Latéralement et surtout dorsalement on observe une profonde gouttière qui sépare le voile du reste du corps auquel il se trouve rattaché par un assez large pédicule ; ventralement et de chapue côté de la bouche, il se continue avec le pied.

*Pied.* — Ce pied commence à se former de très bonne heure. Il se développe ventralement dans l'espace compris entre la bouche et les cellules anales. De simple bosse, au début, il prend bientôt la forme d'un lobe arrondi qui s'étale peu à peu latéralement de manière à s'élargir en même temps qu'à s'aplatir de haut en bas. L'aplatissement augmente naturellement au fur et à mesure que la coquille venant à se développer repousse devant elle son extrémité postérieure. A ce moment le pied, qui était simplement garni de cils vibratiles sur sa face supérieure, commence à sécréter un opercule par sa face inférieure.

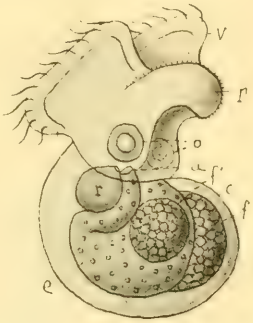


Fig. 107. — Larve véligère vue de trois quarts ; *a*, anus ; *e*, estomac ; *f*, *f'*, foie ; *o*, otocystes ; *p*, pied ; *r*, rein ; *v*, voile.

En effet à ce stade l'aspect de l'embryon a singulièrement changé, il existe nettement une région céphalique libre et une région viscérale enfermée dans la coquille. Mais les cellules endodermiques se sont fortement appauvries en vitellus; elles sont devenues beaucoup plus petites et sont largement à l'aise dans la cavité viscérale. Des muscles assez puissants se sont déjà développés et vont pouvoir rétracter la jeune larve à l'intérieur de sa coquille, que l'opercule viendra complètement obstruer. En même temps le pied s'est creusé d'un vaste sinus et les otocystes situés d'abord à la partie supérieure sont descendus petit à petit et sont venus se placer latéralement.

*Coquille.* — Celle-ci n'est tout d'abord qu'une simple cuticule ectodermique, qui se développe vers la région dorsale de la larve, au pôle opposé à la bouche, en un point où l'ectoderme est aminci et limité par un bourrelet circulaire qui constitue le bord libre du manteau. Mais cette coquille ne va pas rester longtemps dorsale.

De très bonne heure elle subit un mouvement de torsion qui l'amène graduellement à gauche, puis ventralement. Il ne faut certainement pas songer à un conflit de croissance entre la coquille et le pied, car l'un et l'autre sont encore à peine développées et ne se gênent en aucune façon. A quelle cause mécanique obéit la coquille dans ce déplacement ? je ne saurais le dire. Toujours est il que la coquille qui était primitivement dorsale se trouve presque ventrale lorsqu'elle a terminé son développement larvaire. Cette coquille est alors senestre et présente ventralement et à gauche un commencement d'enroulement ; elle est absolument semblable à celle décrite par Fol chez *Cymbulia* (1875), par Trinchese chez *Ercolania* (1881) ou par Fischer chez *Corambe* (1891). On a discuté pour savoir si cette coquille se renforçait intérieurement par des couches d'épaississement. Nous ne le croyons pas car l'ectoderme qui lui donne naissance s'en écarte d'assez bonne heure (sauf au niveau de l'ouverture où elle continue sans cesse à s'accroître) et elle nous a paru rester toujours aussi mince qu'au moment de son apparition.

Fig. 108. — Coquille larvaire senestre de la Philine.

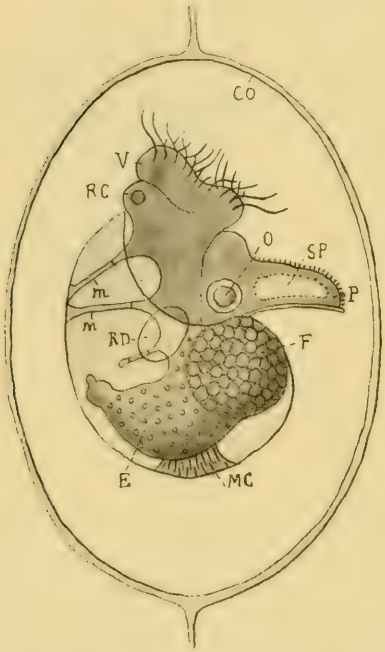



Fig. 109. — Larve véligère dans sa coque; CO, coque ovigère ; E, estomac ; F, lobe droit du foie ; M, tractus mésodermiques; MC, muscle rétracteur de la larve; O, otocyste; P, pied ; RC, rein céphalique ; RD, rein définitif; SP, sinus pédieux ; V, voile.

En même temps que la coquille larvaire s'achève, on voit une cavité se creuser dans la région dorsale et droite, c'est le rudiment de la *cavité palléale*. Au-dessous se développe un vaste *sinus* que des fibres musculaires mésodermiques traversent de part en part

pour en permettre la contraction. La contraction alternative de ce sinus et de celui du pied produit le brassage continu du liquide contenu à l'intérieur du corps de la larve et permet par suite la respiration et la circulation de ce liquide.

*Tube digestif.* — Nous avons assisté à la formation de l'archenteron et du stomodeum ; quand ces deux cavités sont entrées en contact, l'archenteron prend la forme d'une poire unie au stomodeum par sa grosse extrémité. La petite extrémité continuant à s'effiler et à croître donne naissance à l'intestin qui ne tarde pas à venir s'ouvrir du côté droit du corps au fond d'une petite invagination ectodermique qui constitue le *proctodeum*. Cette invagination

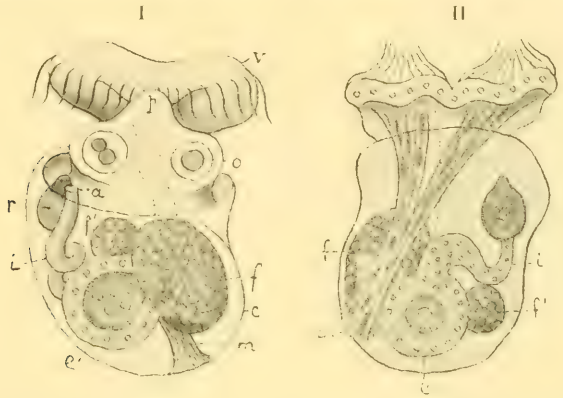



Fig 110. — Larves véligères ; I, vue par la face ventrale ; II, vue par la face dorsale : *a*, anus ; *c*, coquille ; *e*, estomac (la flèche indique le sens du mouvement des cils vibratiles) ; *f*, *f'*, foie ; *i*, intestin ; *m*, muscle rétracteur ; *o*, otocyste ; *p*, pied ; *r*, rein définitif ; *v*, voile.

est elle-même contiguë à une glande pigmentaire de coloration rougeâtre, déjà décrite, qui est l'origine du *rein définitif*. L'intestin est d'abord rectiligne, mais comme il croît beaucoup plus vite que les tissus environnants, il se replie bientôt sur lui-même et constitue une ou deux circonvolutions. A ce moment le tube digestif est complet.

La bouche s'ouvre à l'extrémité antérieure de la larve dans l'enfoncement compris entre les deux lobes du voile d'une part et du pied d'autre part. Elle se continue par l'œsophage, qui s'est formé aux dépens du stomodeum et qui vient s'ouvrir dans l'archenteron, que nous pouvons appeler maintenant *intestin moyen* ou *estomac larvaire*. Le macromère antérieur dorsal a donné

naissance par divisions successives à un grand nombre de petites cellules épithéliales cylindriques et vibratiles, à assez gros noyaux et limitant une cavité plus ou moins sphérique contenant encore un certain nombre de deutolécithes, qui sont mis continuellement en mouvement par les cils vibratiles qui tapissent l'estomac et qui battent dans le sens contraire à celui des aiguilles d'une montre. Deux orifices mettent en communication la cavité de l'estomac avec celle des sacs nutritifs développés aux dépens des macromères latéraux. Le sac nutritif de gauche est resté très volumineux et occupe tout le *nucléus* de la coquille. Nous verrons plus loin le rôle qu'il a pu jouer, suivant nous, dans le développement de l'asymétrie et de la torsion de la larve. Quant au sac nutritif de droite il va en s'atrophiant et finira par disparaître, tandis que celui de gauche donnera naissance au *foie*. Enfin, le tube digestif ne tarde pas à être tapissé dans son entier par des cils vibratiles qui battent de la bouche vers l'anus. Une telle larve (fig. 111) est bien prête d'éclore et c'est alors que son tube digestif va commencer à fonctionner. Jusque là elle s'était uniquement nourrie aux dépens des deutolécithes contenus dans l'estomac et les sacs vitellins; maintenant elle va se nourrir aux dépens des particules nutritives contenues dans l'eau ambiante où elle va nager. En effet, les cils qui avoisinent la bouche et particulièrement ceux de la face dorsale du pied et ceux compris entre les deux lobes du voile sont disposés et battent de telle sorte que les particules nutritives contenues dans l'eau sont forcément entraînées vers la bouche, d'où les cils du tube digestif les entraînent vers l'estomac. Là, celles qui ne sont pas digérées sont reprises par les cils de l'intestin et expulsées par l'anus.

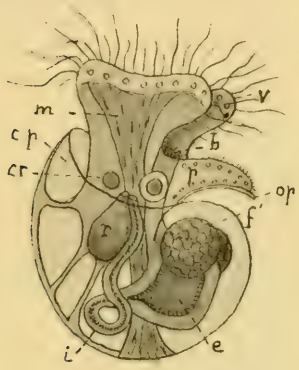



Fig. 111. — Larve véligère vue de profil ; *t*, bouche ; *cp*, cavité palléale ; *cr*, rein céphalique : *e*, estomac ; *f*, foie ; *i*, intestin ; *m*, muscle rétracteur ; *op*, opercule ; *p*, pied ; *v*, voile.

*Excrétion*. — Nous avons vu la cavité de segmentation se développer dès le stade gastrula et être complètement formée chez la trochosphère. Elle est donc bien antérieure à la cavité cœlomique qui ne se développe dans le mésoderme même qu'à un stade assez

avancé de la larve véligère. Il doit donc exister des reins transitoires pour opérer la dépuration du liquide contenu dans la cavité de segmentation, et comme celle-ci occupe principalement le voile et le pied, c'est donc dans cette région qu'ils vont se développer. Au-dessous du voile et dans la région dorsale on assiste en effet à la formation de deux épaississements mésodermiques, où viennent s'accumuler progressivement des éléments de rebut, ce qui les rendra de plus en plus nettement visibles. C'est ce que l'on appelle les *reins céphaliques* (fig. 111, *cr*).

Mais au fur et à mesure que la larve va se développer, nous voyons à la région postérieure du pied apparaître une formation longtemps énigmatique, que certains auteurs croient de nature

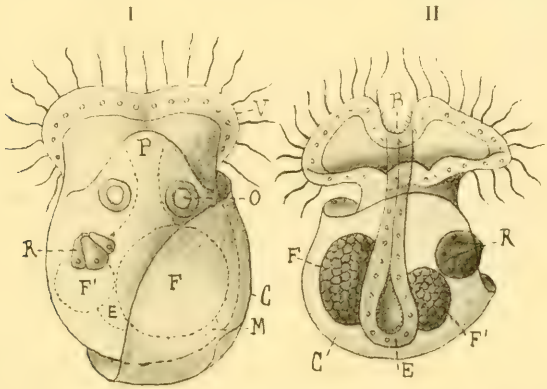



Fig. 112. — I, jeune larve véligère vue par la face ventrale ; II, par la face dorsale ; B, bouche : *c*, coquille encore peu développée en I, mais ayant nettement évolué vers la gauche ; E, estomac ; F, F', foie ; M, muscle rétracteur ; O, otocyste ; P, pied ; R, rein ; V, voile.

ectodermique et que de Lacaze-Duthiers et Pruvôt (1887) ont décrite comme étant un organe des sens larvaire. Il nous a semblé cependant qu'elle était mésodermique, comme le veulent Mazzarelli (1892, 1893, 1895 et 1898) et Erlanger 1893 et 1895). Nous avons vu du moins qu'il se développait aux dépens de deux petites cellules, qui se divisent chacune en deux de manière à former quatre cellules qui s'accolent longitudinalement, mais de manière à limiter entre elles une petite cavité. Ces cellules divergent en éventail et constituent de la sorte une petite masse conique reposant par sa base sur la masse vitelline endodermique et dont l'extrémité est dirigée vers l'ectoderme. Des granulations

pigmentaires rouge carmin se déposent en abondance dans les cellules. Cette formation d'abord ventrale, ne tarde pas à être entraînée vers la droite et se porte vers la face dorsale de la larve où elle reste un certain temps, après quoi elle revient légèrement sur ses pas vers la face latérale droite. C'est en un mot un mouvement analogue, mais de sens contraire à celui que nous avons déjà observé pour la coquille.

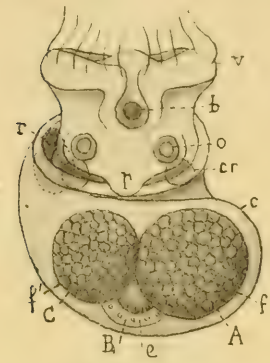



Fig. 113. — Larve véligère vue par la face ventrale; *b*, bouche; *c*, coquille; *cr*, rein céphalique; *e*, estomac développé aux dépens du macromère B; *f*, origine gauche du foie développée aux dépens du macromère A; *f'*, origine droite du foie développée aux dépens du macromère C; O, otocyste; *p*, pied; *r*, rein définitif; *v*, voile.

En même temps les cellules mésodermiques situées à la périphérie du sinus dorsal, dont nous avons parlé tout à l'heure, se condensent peu à peu de manière à limiter une cavité close qui se trouve sous-jacente à l'organe précédent qui ne tarde pas à s'y ouvrir, en même temps qu'il s'ouvre à l'extérieur. Les auteurs s'accordent actuellement à considérer l'organe pigmentaire comme l'origine du *rein définitif*. Nous sommes assez tentés d'admettre cette opinion, d'autant que dans un certain nombre de cas (fig. 114) nous avons trouvé des larves possédant deux de ces organes : l'un à droite et l'autre à gauche, comme c'est le cas normal pour le rein larvaire de beaucoup de Gastéropodes. La cavité mésodermique sous-jacente (fig. 105, *x*) est donc vraisemblablement la *cavité cœlomique* aux dépens de laquelle se développeront le péricarde, le cœur et la glande génitale, mais il nous a été impossible d'assister même aux débus de ce développement.

Fig. 114. — Larve véligère monstrueuse présentant une paire de reins définitifs *r*, et *r'*.

*Système nerveux.* — Je ne reviendrai pas sur les otocystes que nous avons vu naître aux dépens de l'ectoderme du pied. Dans chacun d'eux se développe un volumineux otolithe. Malgré une observation attentive, il nous a été impossible de trouver

la moindre trace de ganglion nerveux dans leur voisinage.

Par contre nous avons été plus heureux en ce qui concerne les ganglions cérébroïdes, que nous avons vu se développer aux dépens du bord antérieur du voile, mais sans pouvoir dire si c'est par invagination ou épaississement, par une origine unique ou double. De même nous ne saurions affirmer si les ramifications qui en partent sont des nerfs ou les terminaisons ultimes du muscle rétracteur du voile.

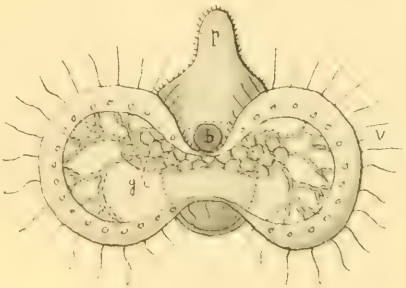



Fig. 115. — Larve véligère vue par l'extrémité antérieure pour montrer le voile de face; *b*, bouche; *gc*, ganglions cérébroïdes; *p*, pied, *v*, voile.

*Muscle rétracteur.* — Ce muscle s'insère d'une part au sommet de la coquille au point où s'était développée l'invagination préconchylienne et il va d'autre part se ramifier dans les lobes latéraux du voile. Il est formé par un très grand nombre de cellules allongées, dont les noyaux sont d'abord très volumineux, mais deviennent de moins en moins apparents. Ce muscle envoie quelques fibres au pied. Il est destiné à rétracter la jeune larve à l'intérieur de sa coquille.

Nous attirerons l'attention sur l'insertion postérieure de ce muscle, qui est d'abord dorsale, mais qui peu à peu se porte vers la gauche et vers la face ventrale, au fur et à mesure que le nucleus de la coquille se développe dans cette région. Ceci n'a rien du reste qui doive nous étonner, l'insertion du muscle suivant simplement la coquille dans son émigration.

La larve véligère que nous venons de voir se former peu à peu se trouve constamment dans un mouvement perpétuel de va et vient. Tantôt elle tourne sur elle-même comme une toupie, mais le plus souvent elle culbute sans cesse en arrière autour d'un axe qui passerait à peu près par le centre du gros sac vitellin. Il semble donc bien que celui ci doive jouer un rôle dans l'équilibre de la larve; il n'est donc pas étonnant qu'il ait pu jouer un rôle dans la torsion du corps et dans la forme de la coquille. Quand la larve est complètement développée, elle déchire sans trop de difficultés la coque ovigère devenue trop petite pour la contenir et où elle peut à peine

se remuer et se trouve mise en liberté dans l'eau extérieure. Nous sommes vers le quinzième jour. Elle se met alors à nager à l'aide de son voile, la tête en haut et la coquille en bas, sans cesse en mouvement pour se maintenir dans l'eau, en même temps que pour activer la circulation de cette eau autour d'elle. Elle est en effet très sensible au manque d'oxygène et sous un compresseur les larves, quand elles commencent à souffrir, se portent toutes vers la périphérie de la goutte d'eau, à la façon des Infusoires, et du reste avec les Infusoires mêmes qui accompagnent presque toujours les pontes.

La larve une fois libre va subir sans aucun doute la métamorphose qui va l'amener à l'état adulte, mais nous n'avons malheureusement pu l'y suivre. Étant donné les moyens très restreints dont nous disposions nous n'avons pu dépasser le stade libre.

Nous n'avons pas à en rougir, aucun des auteurs qui se sont occupé des Tectibranches n'ayant pu réussir mieux que nous (1), mais si nous avions pu disposer des ressources d'un laboratoire, tel que celui de Roscoff, nous nous proposions d'élever nos larves dans un bac-filtre analogue à celui décrit par M. Boutan et dans lequel nous aurions disposé au centre un siphon dont nous aurions gradué le débit de manière à ce que le bac se vide deux fois par jour et mette un certain temps à se remplir. Il semble en effet que ce phénomène de la marée doive jouer un certain rôle dans le développement des animaux qui viennent toujours déposer leurs œufs le long des côtes, dans une région toujours soumise au phénomène de la marée.

Il me suffira de rappeler les bons résultats obtenus par M. Joyeux-Laffuie dans le cas de l'Oncidie, en imitant ce phénomène de la marée. Le seul avantage du procédé que je viens d'indiquer est de le produire mécaniquement.

On pourra encore essayer le développement des larves dans un vase dont l'eau se trouve continuellement agitée et dans lequel on aura ensemencé des Infusoires, qui pourront servir à la nourriture des jeunes larves. On sait en effet que pour les larves de Poissons on observait jusqu'ici le même phénomène que nous avons rencontré chez les Tectibranches. Il était facile de les élever jusqu'au moment

(1) M. le professeur Pruvôt, dans une communication verbale, nous a affirmé avoir pu conduire les larves de Bulle jusqu'à l'état adulte. C'est là un fait important, car à notre connaissance l'étude des métamorphoses post-larvaires n'a encore été faite chez aucun Tectibranche et nous regrettons bien vivement que l'auteur n'ait pas cru devoir publier ses importantes observations.

de la résorption de la vésicule ombilicale, mais à partir de ce moment toutes mouraient invariablement. Or les expériences de M. Fabre Domergue viennent de montrer qu'il suffit de les maintenir dans une eau constamment en mouvement et de les nourrir avec des Infusoires pour leur faire dépasser le point critique. Comme l'époque de la résorption de la vésicule ombilicale chez les Poissons correspond vraisemblablement à la mise en liberté de la larve véligère chez les Tectibranches, il est possible que ce qui a réussi dans un cas réussisse aussi dans l'autre et nous nous propo-

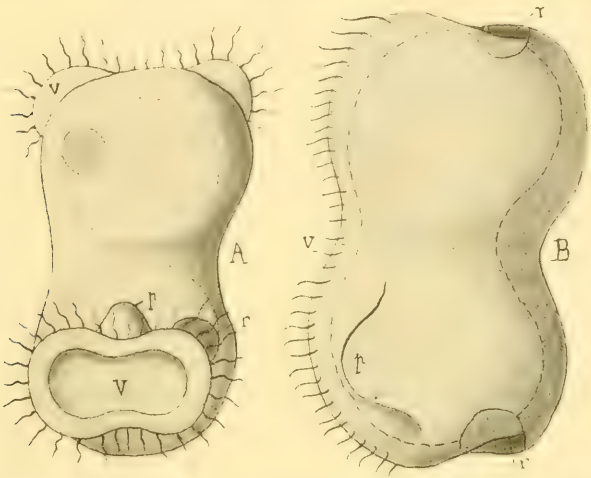



Fig. 116. — Monstres doubles chez la *Philine aperta*; A, larves tête-bêche; B, larves fusionnées par le côté du corps, mais regardant l'une en avant, l'autre en arrière; *p*, pied; *r*, rein; *v*, voile.

sons d'instituer prochainement des expériences qui nous permettront peut-être de résoudre cette question si intéressante. Il est certain du moins qu'en élevant les jeunes larves dans un bac où l'eau soit sans cesse en mouvement, soit constamment renouvelée et soit soumise au phénomène de la marée, on placerait ces larves dans les conditions mêmes du milieu où elles vivent et l'on aurait certainement plus de chances d'arriver à leur complet développement.

Nous venons de résumer précédemment le développement normal de la Philine. Mais il ne faudrait pas croire qu'il en soit toujours ainsi. Lorsque l'on vient à troubler certaines Philines sur le point de pondre, la ponte généralement se trouve modifiée et chaque coque ovigère, au lieu d'un ovule peut en renfermer plusieurs et

le plus ordinairement deux. Ces ovules qui ne sont point adaptés à ce genre de vie, mais sont faits pour mener une vie solitaire, s'accolent le plus souvent ensemble et chacun continuant à se développer pour son propre compte, il en résulte ces embryons monstrueux doubles dont nous donnons ici quelques exemples et qui ont été autrefois très bien décrits par de Lacaze-Duthiers (1875). Mais ce phénomène que l'on peut produire expérimentalement se présente très fréquemment dans la nature et c'est ainsi que nous avons pu observer que les pontes des Philines de Santec présentent presque toujours deux ovules dans chaque coque ovigère, d'où la fréquence des monstres doubles dans les pontes de cette dernière localité. Mais il est vraisemblable que ces monstres ne peuvent dépasser le stade véligère, car jamais nous n'avons rencontré une semblable monstruosité chez l'adulte, bien qu'ayant eu l'occasion d'en observer plusieurs centaines d'exemplaires.

**Aplysiens.** — Les premiers auteurs qui se soient occupés du développement de l'Aplysie sont Van Beneden (1841), Stuart (1865), Lankester (1873 et 1875) et Manfredi (1883). Mais le premier travail exact qui ait été publié sur la question est celui de Blochmann (1883), qui releva de nombreuses erreurs chez ses devanciers et fournit la première contribution importante à l'étude de la segmentation des Gastéropodes. Plus récemment Mazzarelli (1893) a décrit le développement de l'Aplysie, mais il a reproduit les erreurs de Lankester et de Manfredi, même celles relevées par Blochmann, et en a ajouté un nombre considérable de nouvelles, à tel point que Carazzi (1900) qui a repris nouvellement le développement de l'Aplysie a cru préférable de ne tenir aucun compte du travail de son compatriote.

Nous n'avons pas étudié spécialement le développement de l'Aplysie, mais cependant le peu que nous en avions vu et ce que nous avions observé chez la Philine nous avait, dès le début de l'année 1900, donné la certitude que les observations de Mazzarelli devaient être inexactes, et dans une conférence faite le 8 mai 1900 devant la Société Zoologique de France, alors que nous ne connaissions malheureusement pas les travaux de Carazzi (1900) et de Georgevitch (1900), nous avons cru devoir rejeter les données fournies par Mazzarelli pour nous en tenir aux premières phases du développement, telles que les avait étudiées Blochmann. Depuis, les travaux de Carazzi (1900) sur l'embryologie d'*Aplysia limacina* et de Georgevitch (1900) sur le développement d'*Aplysia depilans* sont

venus nous donner raison, en confirmant dans ses grandes lignes le travail de Blochmann.

Les premières phases de la segmentation sont identiques à ce que nous avons décrit chez la Philine. La seule différence provient d'une orientation différente de l'embryon et d'une nomenclature différente des blastomères. En ce qui concerne la Philine nous avons adopté la nomenclature de Carazzi (1900) qui est du reste celle de Wilson (1892), modifiée par Conklin (1897), mais nous avons orienté différemment l'embryon, de manière à ce que les blastomères A et C occupent respectivement le côté gauche et le côté droit. C'est du reste l'orientation admise par Fol (1875) pour les Ptéropodes (1875). Cette orientation a l'avantage de placer à gauche ce qui sera l'origine gauche du foie, à droite, ce qui sera l'origine droite et de mettre ainsi en évidence l'asymétrie du Gastéropode dès les premiers stades embryonnaires.

Pour Carazzi, comme pour Georgevitch, le mésoderme naîtrait aux dépens de l'endoderme, mais tandis que Georgevitch le fait naître des macromères C D, Carazzi lui fait tirer son origine du seul macromère mésodermique D. Cette dernière observation nous semble plus vraisemblable, car elle est analogue à ce que nous avons observé chez la Philine, et à ce qui a été vu par Heymons (1892) chez *Umbrella*, par Fol (1875) chez les Ptéropodes et par de nombreux auteurs chez différents Mollusques.

La grande différence qui existe entre l'embryon de l'Aplysie et celui des autres Gastéropodes réside dans la grande inégalité des macromères. C'est ce qui a fait que Mazzarelli, à la suite d'une observation par trop superficielle, a pu confondre les blastomères C et D avec les petits blastomères ectodermiques.

Le peu que nous connaissons du développement de *Acera* (Langerhans, 1873) nous montre qu'il en est absolument de même de son embryon et que son développement se fait sur le même type que celui de l'Aplysie. C'est donc encore une raison de plus pour ranger l'*Acera bullata* parmi les Aplysiens.

**Ptéropodes.** — Il suffit de lire le travail magistral de Fol (1875) pour constater facilement la similitude absolue qui existe entre le développement des Ptéropodes et celui des autres Opisthobranches. Le développement de *Cymbulia* en particulier est presque entièrement superposable à celui de *Philine*. Il est intéressant de voir l'embryogénie établir un semblable rapprochement entre des animaux en apparence aussi différents, mais que l'anatomie comparée a permis de réunir également dans une même famille.

**Pleurobranchéens.** — Le travail de Heymons (1892), sur le développement de *Umbrella* constitue l'un des plus importants travaux qui aient été écrits sur l'embryogénie des Gastéropodes. Le développement est encore le même dans ses grandes lignes que chez la Philine et montre une fois de plus la similitude des phénomènes de la segmentation chez tous les Opisthobranches.

Il en est du reste de même chez le Pleurobranche, comme le fait voir la figure 117 qui reproduit les principales phases de la segmentation du *Pleurobranchus plumula*, ainsi que certaines de ses formes larvaires.

Ce développement est évidemment bien incomplet, mais l'embryogénie du Pleurobranche n'ayant pas encore été faite, du moins à notre connaissance, nous croyons utile de publier ici le résultat d'observations commencées autrefois, mais que nous n'avons pu malheureusement continuer. L'identité de ces figures avec ce qui a été décrit précédemment pour la Philine rend superflu tout commentaire.

**Nudibranches.** — Le développement de *Tethys fimbriata* très bien étudié par Viguier (1898) nous montre une similitude absolue avec le développement des Pleurobranches et de la Philine.

Résumé. — Les observations que nous avons pu faire sur l'embryogénie de la Philine et celles qui ont été faites par d'autres auteurs dans les groupes voisins, nous amènent à cette conclusion que le développement se fait d'après un plan identique dans toute la série des Opisthobranches.

Des quatre macromères auxquels l'ovule donne naissance, deux constitueront les origines du foie et des deux autres, le plus gros donnera naissance à l'estomac, tandis que le plus petit sera l'origine du mésoderme. Par leur pôle formatif ces macromères vont produire successivement trois quartettes de micromères qui, se divisant à leur tour, finiront par englober les macromères constituant ainsi une gastrula par épibolie.

A la suite du déplacement de la cellule endo-mésodermique, la gastrula d'abord sphérique devient piriforme et se transforme en larve trochophore. Celle-ci se munit d'une couronne de cils vibratiles qui constitue le voile au dessous duquel s'ouvre ventralement la bouche au point où s'était fermé le blastopore.

A l'opposé de cette bouche, c'est-à-dire en arrière et dorsalement, se développe la coquille. Au-dessous de la bouche se développe le pied et à la base du pied se développe ventralement un organe

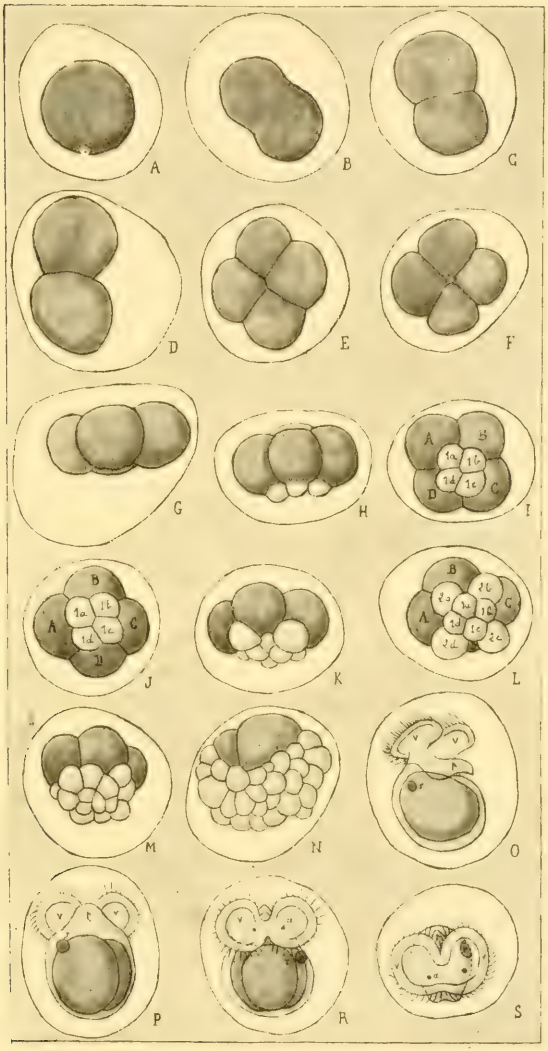



Fig. 117. — Quelques stades du développement du *Pleurobranchus plumula*. A à N, segmentation jusqu'au stade gastrula ; O, larve véligère de profil ; P, face ventrale ; R, face dorsale ; S, extrémité antérieure ; *œ*, œil ; *p*, pied ; *r*, rein ; *v*, voile.

arrondi qui se charge de pigment et qui constitue l'origine du rein définitif.

Or, dès les premiers stades de la segmentation l'embryon est franchement asymétrique, parce que des deux macromères qui constituent les origines du foie, le gauche est dès le début plus volumineux que le droit. Comme ce dernier se résorbe graduellement pour servir à la nutrition de la larve, l'asymétrie va sans cesse en augmentant. Il est probable que cette asymétrie réagit à son tour sur le développement de la larve, en produisant par exemple, une prolifération plus active des cellules du côté qui est le plus distendu, ou bien en produisant un manque d'équilibre dans cette larve. Toujours est-il que la coquille qui était d'abord dorsale se trouve transportée ventralement et à gauche, tandis que l'origine du rein d'abord ventrale, se trouve transportée dorsalement et à droite. Comme ce déplacement s'opère progressivement et à une époque ou la coquille n'a pas encore commencé à s'enrouler, il en résulte que ce déplacement de la coquille est très difficile à observer, tandis que celui de l'origine du rein frappe au contraire l'observateur. Et comme cet origine du rein correspond avec le point ou doit s'ouvrir l'anus, il est tout naturel que Boutan (1899) ait eu l'idée d'imaginer la déviation larvaire qui serait produite par le simple déplacemant de l'anus, la coquille restant en place. Mais c'est là une hypothèse absolument gratuite et nous verrons plus loin qu'on doit aujourd'hui l'abandonner. Il existe une véritable torsion larvaire, torsion qui porte non seulement sur l'anus et le rein, mais aussi sur la coquille et le muscle columellaire qui y adhère. La seule différence c'est que la torsion larvaire n'est pas tout à fait de 180° comme cela se passe chez les autres Gastéropodes, encore cet angle se trouve-t-il singulièrement réduit à la suite d'une légère détorsion en sens inverse. C'est alors seulement que la coquille commence à s'enrouler. En un mot si la torsion est difficile à constater chez les Opisthobranches, c'est parce que cette torsion, au lieu de se produire subitement, se produit progressivement et à une époque où l'enroulement de la coquille n'ayant pas encore eu lieu ne peut faciliter la constatation de cette torsion. Le reste du développement ne présente pas de différence importante avec celui des autres Gastéropodes.

Des conditions défectueuses d'installation ne nous ont pas permis d'étudier le développement post-larvaire des Tectibranches, encore inconnu, mais tout porte à croire que l'on pourrait y arriver en imitant les conditions du milieu extérieur où se développent naturellement les larves (phénomène de la marée, agitation de l'eau, nutrition des larves).

## CHAPITRE XI

# ORIGINE DES OPISTOBRANCHES

Il nous reste à étudier maintenant une des questions les plus controversées dans l'histoire des Mollusques, celle de l'origine des Opisthobranches que le développement embryonnaire va nous permettre de résoudre.

**Asymétrie et torsion larvaires.** — Butschli (1887) admettait une origine commune des Prosobranches et des Opisthobranches et il pensait que les Opisthobranches se distinguaient des Prosobranches par suite d'une torsion moins considérable du complexus anal, qui se serait arrêté sur le côté droit au lieu de progresser jusqu'à l'extrémité antérieure de l'animal. Cette idée fut admise par les différents auteurs jusqu'aux travaux de Bouvier (1893), de Grobben (1894) et de Pelseneer (1894) qui vinrent modifier cette manière de voir. Ces auteurs, partant de points de vue différents, arrivèrent simultanément à cette conception que les Euthyneures dérivent des Streptoneures par détorsion en sens contraire. Cette conception que les Euthyneures ont d'abord été des Streptoneures fut acceptée par tous les Malacologistes, à l'exception toutefois de Von Ihering qui continue à admettre l'origine séparée des deux groupes. L'accord pouvait donc être considéré comme parfait lorsque parut un travail de Boutan (1899) suivant lequel les Streptoneures et les Euthyneures dériveraient d'une même forme ancestrale : les premiers à la suite d'une torsion de 180°, suivant l'opinion généralement admise ; les derniers à la suite d'une simple déviation latérale de l'anus, ce qui constitue l'idée originale du travail. L'auteur a eu l'excellente intention de vouloir faire abstraction de théories pouvant être très originales, comme celle de Lang (1892), mais qui expliquent les faits sans s'occuper suffisamment de ce qui se passe dans le cours du développement.

L'auteur est malheureusement tombé dans l'excès contraire et

n'a voulu asseoir sa théorie que sur des faits embryogéniques. N'ayant pas suffisamment étudié le développement des Euthyneures, il s'est appuyé sur des faits inexacts ou insuffisamment constatés et peut-être aurait-il été moins affirmatif s'il avait mieux approfondi ce développement, car nous verrons tout à l'heure, par le simple examen des figures données dans son travail, que sa théorie doit être considérée comme fausse en ce qui concerne les Opisthobranches et que l'on doit continuer à se rallier à la théorie de la détorsion.

Nous allons exposer à notre tour nos idées relatives au développement de l'asymétrie des Mollusques en nous basant également sur les faits embryogéniques.

Si nous partons de l'ovule, nous avons vu chez la Philine que dès la première division nous étions en présence d'un embryon asymétrique constitué par deux blastomères de volume très inégal. Or le même fait a été constaté par Blochmann (1883) et Mazzarelli (1893) chez *Aplysia*, par Fol (1875) chez *Carolinia* et chez *Cymbulia* et par Trinchese (1881) chez *Ercolania*. A la suite de la seconde division l'asymétrie ne fait que s'accentuer.

Nous avons maintenant un embryon constitué par quatre blastomères dont deux sont beaucoup plus volumineux que les deux autres. La segmentation va devenir encore plus inégale et donner naissance au pôle formatif aux micromères, qui constitueront le revêtement ectodermique de la gastrula.

Or, ce qui nous semble tout particulièrement intéressant, c'est qu'avant même la formation de cette gastrula, les macromères latéraux vont cesser de se diviser et ils constitueront les sacs nutritifs qui vont subsister intacts jusqu'à la fin de la période larvaire, époque à laquelle ils vont se transformer pour donner naissance au foie. Ces deux blastomères dont l'inégalité nous a frappé dès le début de la segmentation sont donc les origines du foie.

Or, ils constituent les organes les plus volumineux de l'embryon et de la larve et il n'y a donc rien d'étonnant à ce qu'ils puissent jouer le principal rôle dans le développement de l'asymétrie et cela à une époque où l'embryon est à peine ébauché et où l'on ne peut songer à un conflit de croissance entre la coquille et le pied qui n'existent encore ni l'un ni l'autre, même à l'état de simple ébauche. Si nous quittons maintenant la gastrula pour passer à la trochosphère nous trouvons à la partie antérieure le petit macromère mésodermique et au-dessous les trois autres macromères : l'un volumineux et dorsal qui sera l'origine de l'estomac et les

deux autres inégaux qui sont l'origine du foie. Il en résulte forcément que l'embryon est plus volumineux du côté gauche et ventral et le macromère gauche aura par suite une tendance à venir se placer sur la face ventrale de l'embryon pour rétablir l'équilibre. Notre embryon est donc maintenant tout-à-fait asymétrique.

Nous sommes donc amenés, de par l'embryogénie à admettre la théorie de Plate (1896) qui, par la phylogénie était arrivé à la conviction que l'asymétrie du foie est la véritable cause de l'asymétrie des Mollusques. H. Fischer (1892), qui a consacré un important travail à l'origine du foie chez les Gastéropodes, a du reste montré que cette origine est toujours paire et que celle de gauche est toujours beaucoup plus développée chez les Mollusques dextres, tandis que c'est au contraire celle de droite qui est la plus volumineuse chez les formes senestres. Quoiqu'il en soit nous ne nous proposons pas ici de rechercher quelles sont les causes de la torsion des Gastéropodes. Nous exposons à titre de simple indication ce qu'a pu nous suggérer l'étude du développement, mais contentons-nous de décrire et non de commenter. La question importante à nos yeux est de savoir s'il y a ou non torsion chez les Opisthobranches. Chez les Prosobranches, où cette torsion se produit quand la coquille a déjà une forme nautiloïde à nucleus dorsal, rien de plus facile à observer. Mais il n'en est plus de même chez les Opisthobranches où cette torsion s'opère de très bonne heure. En effet ici encore la coquille se développe dorsalement, comme nous l'avons vu, mais la petite coquille ne tarde pas à subir un mouvement de translation qui l'amène finalement ventralement et à gauche. Mais pendant cette longue émigration elle a continué à se développer et quand le déplacement est opéré la coquille larvaire est constituée telle que Boutan nous la représente dans sa fig 18 (3). Aussi quand il vient nous dire que l'anus seul subit un déplacement, la coquille gardant sa position primitive, cela n'a rien qui nous étonne, car à ce moment la torsion est déjà opérée, torsion qui est du reste indiquée par le déplacement du rein primitif et de l'anus, des sacs nourriciers et de l'insertion sur la coquille du muscle columellaire. La figure que nous venons de signaler est inexacte dans ce sens qu'au stade qu'elle représente l'anus a depuis longtemps quitté sa position ventrale pour venir se placer assez loin à droite. La torsion est d'autant plus difficile à constater qu'ici l'enroulement de la coquille n'a pas encore eu lieu quand la torsion est terminée. Chez les Streptoneures au contraire l'enroulement précède la torsion (Fischer et Bouvier, 1892) ce qui rend très apparente cette dernière.

L'erreur dans laquelle est tombée Boutan est du reste d'autant plus extraordinaire qu'il se défend de vouloir donner aux Streptoneures et aux Euthyneures une origine séparée. Tous deux descendraient par une voie différente d'un ancêtre commun possédant une coquille nautiloïde à nucleus dorsal. Or Boutan trouve ce nucleus ventral chez la larve de tous les Gastéropodes et il est bizarre qu'attribuant cette transformation chez les uns à la torsion larvaire, il admette pour les autres que ce soit un état primitif. Nous croyons avoir suffisamment démontré que c'est la lenteur du développement chez ces derniers qui a trompé l'auteur. Il suffit du reste de se reporter aux dessins donnés par les différents auteurs qui se sont occupés du développement des Opisthobranches pour constater l'exactitude de la torsion, torsion portant à la fois sur la coquille et les organes qu'elle renferme. Toutefois nous devons indiquer que jamais nous n'avons vu la portion renflée de la coquille se porter entièrement ventralement. Elle reste toujours un peu à gauche au niveau précisément du gros sac nourricier, de l'origine gauche du foie qui est logé dans le renflement. C'est ce que Boutan a du reste observé lui-même chez *Eolis*, dans le troisième dessin de sa fig. 23, qui représente la coquille ayant déjà subi la torsion, mais ne s'étant pas encore enroulée. A la même époque le muscle columellaire qui était primitivement dorsal et qui n'a pas quitté ses rapports avec la coquille, est venu se placer ventralement et à gauche. Mais le sac viscéral a suivi la coquille dans sa torsion et puisque la région dorsale de la coquille s'est placée ventralement et à gauche, il est naturel que la région ventrale du sac vienne se placer dorsalement et à droite. C'est en effet ce qui se produit et l'on a constaté précédemment que le rein et l'anus nés sur la face ventrale sont venus se placer précisément comme nous venons de l'indiquer. On a coutume de dire que la coquille larvaire des Opisthobranches est sénestre. Toutes celles que nous avons observées étaient en effet semblables à celles de la figure 108, et il en est de même de la coquille larvaire de tous les Opisthobranches étudiés jusqu'ici, comme on peut s'en rendre facilement compte par les figures de Fol (*Cymbulia*), de Trinchese (*Ercolania, Doto, Janus*), de Fischer (*Corambe*), etc. Mais si nous nous adressons à l'Actéon qui conserve son opercule à l'état adulte, on constate que cet opercule est sénestre, or Pelseneer (1890) nous a enseigné que l'enroulement de l'opercule est toujours de sens contraire à celui de la coquille. Du reste cette coquille larvaire senestre n'est pas une difficulté et Fischer et

Bouvier (1892) ont montré que l'embryon des Opisthobranches est une forme ultra-dextre, ce qui n'a pas lieu de nous étonner puisqu'il est en effet asymétriquement dextre par tous les autres traits de son organisation.

Pour nous résumer nous avons vu que la torsion semble le propre de l'embryon des Gastéropodes et qu'elle existe dès les premiers stades de la segmentation. Il n'y a donc rien d'étonnant à ce qu'elle persiste jusqu'à la fin de la période larvaire. Mais à ceux qui nous demanderont les causes mécaniques de cette torsion et qui nous reprocheront de ne pas l'avoir trouvée chez l'embryon, nous répondrons simplement ceci. Il ne faut pas confondre ontogénie et phylogénie, les causes n'existent pas chez l'embryon, mais chez le Mollusque primitif. C'est lui qui, à la suite d'une certaine adaptation que nous croyons avoir été produite par le foie, a commencé à se tordre et la variation étant favorable à son évolution s'est conservée chez ses descendants. Mais de ce que cette torsion est héréditaire il ne s'ensuit pas que sa cause primordiale doive être trouvée chez l'embryon. « On sait, dit le prof. Delage (Hérédité, p. 342), que les caractères transmissibles apparaissent normalement chez le fils au même âge que chez le parent ou seulement un peu plus tôt. Chaque fois qu'une espèce se forme, c'est par addition d'un caractère nouveau à la fin de l'ontogénèse, lorsque tous les caractères spécifiques se sont déjà montrés; le caractère nouveau se montrera donc dans l'espèce nouvelle, après que tous les caractères de l'espèce dont elle est née se seront montrés. Comme il en est ainsi depuis les premières origines, on voit que les caractères doivent apparaître dans l'ontogénèse dans l'ordre successif de leur formation phylogénétique. »

L'asymétrie précédant la torsion dans le cours de l'ontogénèse, puisque nous la rencontrons dès les premiers stades de la segmentation il en résulte que les Gastéropodes ont commencé par être asymétriques et c'est cette asymétrie qui a vraisemblablement engendré la torsion qui n'est que secondaire. Mais pour être certain que les Euthyneures dérivent des Streptoneures, il nous faut chercher dans les dernières phases du développement le caractère nouveau qui est venu se surajouter, ce caractère est, nous allons le voir, la détorsion.

**Détorsion.** — Si nous considérons une larve de Philine à un stade assez avancé, nous constatons que le rein se trouve placé dorsalement et à droite, tandis que vers le moment de l'éclosion il s'est déplacé pour revenir se placer sur le côté droit, faible dépla-

cement naturellement, mais sensible néanmoins. Ce déplacement semble avoir été également entrevu par PELSENER (1894) lorsqu'il dit : « La torsion qui s'effectue durant le développement des Streptoneures, *se manifeste aussi pendant le commencement de la vie embryonnaire des Euthyneures ; mais pendant la fin de celle-ci cette torsion est atténuée (et en grande partie détruite) par un mouvement en sens contraire que je qualifierai de « détorsion »*. Mais je veux bien supposer pour un instant que personne n'ait vu cette détorsion chez la larve, je prétends cependant qu'on n'a pas le droit de nier son existence. En effet si l'on admet avec BOUTAN que la torsion n'existe pas chez la larve des Euthyneures, comment admettre la possibilité de la torsion des Tectibranches.

Au point de vue de l'asymétrie et de la torsion, il n'y a certainement pas de différence entre un Actéon et un Streptoneure, la différence est encore très faible chez les autres Bullidés, elle ne s'accentue que chez les Aplysidés. J'avoue que pour ma part mon cerveau se refuse à comprendre comment on peut expliquer cette torsion si accentuée par la simple déviation larvaire, qui ne pourrait expliquer que le déplacement du complexe circumanal, mais qui ne peut expliquer par exemple, la torsion si accentuée du système nerveux et de toute la région antérieure du tube digestif. La détorsion, au contraire, a le mérite d'être d'accord avec les données anatomiques et embryologiques et il y a peu de chance pour qu'elle soit abandonnée de sitôt par les Zoologistes.

---

## CHAPITRE XII.

## ESSAI DE CLASSIFICATION NATURELLE DES GASTÉROPODES

Nous allons essayer de donner une classification des Mollusques Gastéropodes telle que nous la comprenons.

Cette classification sera certainement très incomplète, ce sera bien plutôt un simple canevas, mais nous nous tiendrons pour heureux si elle peut ouvrir le champ à de nouvelles recherches.

Les classifications usitées en Zoologie sont rarement naturelles. Elles ont plutôt pour but de réunir dans un même groupe des animaux possédant certains caractères communs. Mais les auteurs de classifications ne cherchent guère à savoir si les animaux qu'ils réunissent ainsi ne sont pas en réalité très différents et si les caractères communs observés ne sont pas de simples modifications adaptatives dues à un même genre de vie. Aussi, les classifications varient-elles en général pour un même groupe suivant que les auteurs ont pris pour base tel ou tel organe. C'est là ce qui a rendu les questions de phylogénèse aussi compliquées, les auteurs étant le plus souvent par trop respectueux des classifications admises. Il en est de la science comme du milieu social ; l'un et l'autre demandent à être bien étudiés, mais lorsque l'on s'est aperçu d'une erreur manifeste il ne faut pas craindre de laisser de côté les conventions scientifiques ou sociales et il faut oser être révolutionnaire, si l'on croit qu'il pourra en résulter quelque progrès. On laissera derrière soi quelques ruines, mais les matériaux en seront bien vite rassemblés et permettront tôt ou tard d'édifier quelque chose de plus solide.

Pour en revenir à nos Mollusques il me semble insensé de vouloir établir parmi eux des différences aussi tranchées que celles que l'on a voulu placer entre les Prosobranches et les Opisthobranches. Il existe en effet toute une série d'êtres qui établissent entre ces deux ordres de nombreux points de passage. L'adaptation de certains Prosobranches à des genres de vie particuliers a fait

que la branchie a dû se porter en arrière pour être mieux protégée (Opisthobranches) ou se transformer en poumon pour s'adapter à un nouveau milieu (Pulmonés). Mais ce phénomène a pu se produire dans différentes familles de Prosobranches, d'où les différences si tranchées que l'on observe parmi les Prosobranches et les Pulmonés. Tous n'ont en réalité qu'un point commun, c'est d'avoir la branchie et le complexe palléal plus ou moins reportés en arrière (Opisthobranches) ou la cavité palléale transformée en cavité pulmonaire (Pulmonés). Mais cela n'est pas suffisant, ce n'est point là une classification naturelle.

En effet, si l'on trouve bon de diviser les Gastéropodes branchifères en Prosobranches et Opisthobranches, pourquoi ne pas diviser aussi les Pulmonés en Propulmonés et Opisthopulmonés ; la même différence existe cependant. Là aussi la position de l'oreillette et de l'anus vont être modifiées. Ce qu'il faut trouver, c'est donc un plan de classification répondant mieux à la théorie de la descendance et tenant compte à la fois du genre de vie, des caractères extérieurs, de l'anatomie comparée et de l'embryogénie, au lieu de s'en tenir à des caractères aussi futiles que ceux de la radula.

Du reste les Hétéropodes ont déjà disparu pour se fusionner avec les Prosobranches ; les Ptéropodes viennent à leur tour d'être placés parmi les Opisthobranches. Nous croyons avoir suffisamment montré l'étroite parenté des Prosobranches et de certains Opisthobranches que nous allons réunir dans un même ordre, celui des Anisopleures. La difficulté qu'éprouvent les auteurs à classer la plupart des Nudibranches nous montre aussi que c'est là un groupement hétérogène appelé à disparaître et il nous semble que le moment n'est pas loin où les Pulmonés devront être démembrés à leur tour en un certain nombre de groupes que l'on devra rapprocher de ceux avec lesquels on leur trouvera le plus d'affinités.

Nous diviserons donc les Gastéropodes à l'exemple de Ray-Lankester (1891) en deux grands groupes : les Isopleures ou Gastéropodes symétriques et les Anisopleures ou Gastéropodes asymétriques. Les Isopleures comprennent les Aplocophores et les Polyplocophores. Les Anisopleures embrassent tous les autres Gastéropodes. Nous les diviserons à leur tour en Diotocardes et en Monotocardes. Les Diotocardes sont suffisamment connus pour que nous n'ayons pas besoin d'y insister : nous nous bornerons donc à donner la classification des Monotocardes. Nous les diviserons en dioïques ou monotocardes à sexes séparés et en hermaphrodites.

**Monotocardes dioïques.** — Les dioïques se divisent en Ténio

glosses et en Sténoglosses. C'est du moins la classification adoptée par Bouvier (1887) dans son important travail sur les Prosobranches et nous ne pouvons mieux faire que de reproduire pour chacun de ces deux sous-ordres la diagnose qu'il en donne.

Ténioglosses. — Système nerveux dialyneure ou zygoneure médiocrement concentré, sans cordons pédieux scalariformes ; branchie monopectinée, fausse branchie plus ou moins développée, souvent bipectinée, cœur à une seule oreillette, le ventricule n'étant pas traversé par le rectum ; masse buccale médiocrement développée, située en avant des colliers nerveux ; glandes salivaires éloignées de la masse buccale avec des conduits traversant les colliers nerveux ; connectif buccal en partie seulement récurrent et profond ; généralement un siphon, un pénis et une trompe : rein s'ouvrant par une fente en boutonnière au fond de la cavité palléale ; un ou plusieurs otolithes dans les otocystes ; ganglions buccaux (bulbo-œsophagiens) appliqués contre la masse buccale.

Sténoglosses.— Système nerveux zygoneure, très concentré, sans cordons pédieux scalariformes ; branchie monopectinée ; fausse branchie très développée, bipectinée ; cœur à une seule oreillette, le ventricule n'étant pas traversé par le rectum ; masse buccale très peu développée ; glandes salivaires éloignées de la masse buccale, avec des conduits ne traversant pas les colliers nerveux ; connectif buccal extrêmement court, jamais profond ; ganglions buccaux (bulbo-œsophagiens) éloignés de la masse buccale et très rapprochés des ganglions cérébroïdes ; un siphon, un pénis, une trompe, une glande spéciale impaire ; rein s'ouvrant par une fente en boutonnière au fond de la cavité palléale ; un seul otolithe dans les otocystes.

**Monotocardes hermaphrodites.** — Quant aux Monotocardes hermaphrodites, ils comprennent les anciens Euthyneures, c'est-à-dire les Opisthobranches et les Pulmonés. La classification que nous venons d'exposer en revient donc simplement à supprimer les barrières artificielles qui avaient été établies entre les Streptoneures et les Euthyneures, barrières que les auteurs n'ont pas encore osé franchir et cela sans même se demander si ceux qui les ont élevées étaient bien en réalité dans leur droit. C'est une suppression qui, peut-être, effraiera certaines personnes, mais je dois avouer que pour ma part j'éprouve une véritable honte de m'en tenir là. J'ai en effet la conviction intime qu'il faudra quelque jour aller plus loin et renverser les nouvelles barrières encore artificielles.

celles-là que je viens d'établir entre les Monotocardes dioïques et hermaphrodites, ces derniers se trouvant alors démembrés pour rentrer à leur tour dans les différentes familles de Monotocardes. Comme nous sommes loin des deux phylums de Von Ihering!

Malheureusement les données actuelles de la science ne nous permettent pas d'être aussi audacieux.

Nous diviserons les Monotocardes hermaphrodites en Branchifères et en Pulmonés. Nous ne parlerons plus de ces derniers, ne nous en étant pas occupé d'une façon spéciale dans le cours de ce travail.

Branchifères. — Les Branchifères se diviseront à leur tour en Pleurocœles, ou Gastéropodes pourvus d'une cavité palléale, qui comprennent les anciens Tectibranches moins les Notaspides et en Acœles, ou Gastéropodes dépourvus de cavité palléale, qui comprennent les anciens Notaspides et les anciens Nudibranches.

**Pleurocœles.** — Les Pleurocœles que nous pourrions encore appeler Télégonostomes, parce que l'orifice mâle est très loin de l'orifice hermaphrodite pourraient être caractérisés de la façon suivante : cavité palléale et organes palléaux rejetés sur le côté droit du corps ; branchie cténidiale plissée ; osphradion ; coquille plus ou moins développée ; tendance du manteau à recouvrir la coquille ; parapodies plus ou moins développées, mais existant toujours ; système nerveux peu concentré et généralement streptoneure ; ganglions viscéraux rejetés à l'extrémité postérieure de la cavité céphalique (sauf cependant chez *Gastropteron*, chez *Aplysiella* et chez *Notarchus*) ; veine branchiale débouchant dans l'oreillette située à droite ou en arrière du ventricule (sauf chez Actéon qui est nettement Prosobranche) ; tube digestif généralement pourvu d'un gésier (sauf chez Actéon, chez *Gastropteron* et chez *Doridium*) ; pénis situé toujours sur le côté droit de la bouche ; pontes gélatineuses de forme globuleuse ou allongée et généralement fixées aux plantes marines ; tous animaux marins. Ce sous-ordre renferme deux groupes : les Diaules ou Actéonidés et les Monaules qui comprennent les Céphalaspides et les Anaspides, c'est-à-dire les anciens Tectibranches moins les Notaspides.

Diaules. — Animaux pourvus d'une coquille externe à tours de spire assez nombreux, pouvant rentrer complètement dans leur coquille et possédant un opercule ; parapodies peu développées ;

disque céphalique ; nettement streptoneures et prosobranches ; conduit génital diaule ; pénis non invaginable. Comprennent la famille des Actéonidés qui a pour type l'*Actæon tornatilis* Linné (Océan atlantique et Méditerranée).

Monaules. — Parapodies bien développées ; coquille non operculée ; veine branchiale débouchant toujours dans l'oreillette à droite ou en arrière du ventricule ; pénis toujours invaginable ; conduit génital monaule se terminant à l'orifice hermaphrodite et se continuant jusqu'au pénis par une gouttière génitale externe ciliée. Ils comprennent deux familles : celle des Céphalaspides et celle des Anaspides.

*Céphalaspides.* — Coquille externe ou interne souvent bien développée ; la partie dorsale de la tête s'épaissit en un disque céphalique ou bouclier fouisseur, protégeant sur les côtés un organe de Hancock formé par la fusion de plusieurs organes sensoriels ; parapodies épaisses et volumineuses pouvant se développer en nageoires (*Gastropteron*). Le manteau forme en arrière de la coquille un lobe palléal postérieur. L'estomac possède généralement trois plaques masticatrices (sauf *Doridium* et *Gastropteron*). Animaux fouisseurs ou nageurs. Les uns sont carnivores et les autres hervivores.

Parmi les carnivores, dont la radula répond à la formule $n + o + n$, nous citerons le *Scaphander lignarius* (Linné), à coquille externe et à gésier très développé (Océan Atlantique et Méditerranée) ; la *Philine aperta* (Linné), à coquille interne et à gésier très développé, qui se rencontre également dans l'Océan Atlantique et la Méditerranée ; le *Doridium depictum* (Renier), à coquille interne rudimentaire et sans gésier (Méditerranée) ; le *Gastropteron Meckeli* Kosse, dont les parapodies sont développées en forme de nageoires (Méditerranée).

Les herbivores, dont la radula répond à la formule $n + 1 + n$, comprennent les genres *Bulla* et *Haminea*. Les parapodies sont plus minces et assez développées, recouvrant en partie une coquille externe membraneuse ; enfin le gésier comprend trois plaques égales et d'apparence cornée. Les principaux types sont : *Bulla striata* Bruguière et *Haminea navicula* (Da Costa) tous deux de l'Atlantique et de la Méditerranée.

*Anaspides.* — Coquille interne plus ou moins rudimentaire ; pas de disque céphalique ; tentacules bien développés ; parapodies minces et très développées, tantôt libres, de manière à constituer

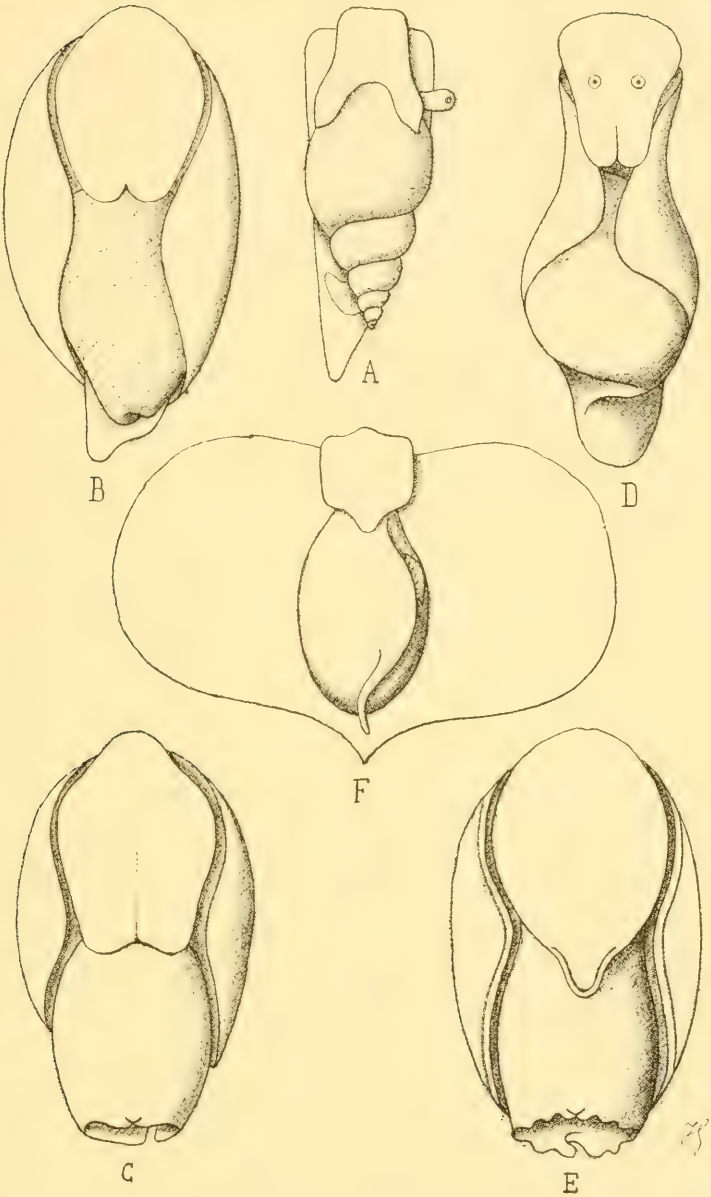



Fig. 118. — Bulléens : A, Actéon ; B, *Scaphander* ; C, Philine ; D, Bulle ; E, *Doridium* ; F, *Gastropteron*.

de véritables nageoires (*Acera bullata*) tantôt soudées d'arrière en avant, de manière à former un sac parapodial contractile, entourant le sac viscéral et pouvant jouer un rôle dans la locomotion (*Notarchus*) ; gésier armé de nombreuses dents cornées ; animaux herbivores dont la radula répond aussi à la formule n + 1 + n. On les divise en trois sous-familles, les Acéridés, les Aplysidés et les Notarchidés.

Les Acéridés caractérisés par une commissure palléo-viscérale, longue et tordue, comprennent le seul genre *Acera* que tous les auteurs ont rangés jusqu'ici parmi les Céphalaspides herbivores à côté des genres *Bulla* et *Haminea*. Mais l'examen du tube digestif, du système nerveux, des organes reproducteurs et le développement nous a montré que *Acera* est bien en réalité un Aplysien. *Acera* O. F. Muller possède un bouclier céphalique qui se continue avec le manteau ; une coquille mince et globuleuse, trop petite pour contenir l'animal ; des parapodies très développées qui lui permettent de nager ; un appendice palléal postérieur ; douze à quatorze plaques stomacales. Une seule espèce *Acera bullata* Muller (Océan Atlantique et Méditerranée).

Les deux autres sous-familles ont un système nerveux franchement euthyneure.

Les Aplysidés sont caractérisés par la grande longueur de la commissure viscérale. Ils comprennent les genres suivants : *Aplysia* Linné, dont nous avons spécialement étudié une espèce : l'*Aplysia punctata* des côtes de France. *Dolabella* Lamarck possède une coquille épaisse ; des tentacules antérieurs plissés et auriformes ; des parapodies peu développées ; le corps renflé en arrière et tronqué : *Dolabella Rumphii* (Ile Maurice). *Dolabrifer* Gray n'a pas le corps tronqué postérieurement : *Dolabrifer Cuvieri* (Iles Philippines).

Les Notarchidés sont caractérisés par la grande brièveté de la commissure viscérale. Ils renferment les genres suivants : *Aplysiella* P. Fischer où les parapodies fusionnées en partie sur la ligne médiane, cachent une coquille libre : *Aphysiella petalifera* (Méditerranée). *Notarchus* Cuvier, où les parapodies entièrement soudées sur la ligne dorsale du corps, forment autour de la masse viscérale un sac contractile ouvert en avant et dont les contractions chassant l'eau en avant permettent à l'animal de nager à la façon d'un Céphalopode ; la coquille est petite et renfermée dans le manteau : *Notarchus punctatus* (Méditerranée). *Phyllaplysia* P. Fischer ne possède pas de coquille et a des parapodies peu développées : *Phyllaplysia Lafonti* (Arcachon).

**Acœles.** — Les *Acœles* que nous pourrions encore appeler Plésiogonostomes parce que l'orifice mâle et l'orifice hermaphrodite sont contigus, peuvent être caractérisés de la façon suivante : cavité palléale nulle ; organes palléaux rejetés sur le côté droit ou en arrière du corps ; branchie bien développée ou nulle ; pas d'osphadion (sauf chez *Tylodina*) ; rhinophores très développés ; coquille externe, interne ou nulle ; pas de parapodies ; système nerveux très concentré, du type notoneuré ; animaux nettement opisthobranches ; pas de gésier ; pénis situé sur le côté droit près de l'orifice hermaphrodite ; conduit génital diaule ; pontes gélatineuses ; tous animaux marins. Se divisent en deux sous-classes : les Holohépatiques ou Notaspides et les Dendrohépatiques ou Dermatobranches.

Holohépatiques. — Spicules dans les téguments ; branchie latérale ou dorsale bien développée ; foie non ramifié ; animaux carnivores dont la radula répond à la formule : n. + o. + n. Deux groupes : les Pleurobranchidés et les Notobranchidés.

Les Pleurobranchidés présentent une branchie latérale ; ils comprennent la famille des Umbrellidés parmi lesquels nous citerons : *Tylodina citrina* Joannis pourvue d'un osphradion et *Umbrella mediterranea* Lamarck, tous deux de la Méditerranée ; et la famille des Pleurobranchidés vrais qui comprend *Oscanius membranaceus* (Montagu), *Pleurobranchus plumula* (Montagu) et *Pleurobranchea Meckeli* (Leue), tous de la Méditerranée, sauf *Pleurobranchus plumula* qui se rencontre aussi dans l'Atlantique.

Les Notobranchidés comprennent les Doridides parmi lesquels *Archidoris tuberculata* (Linné), de l'Atlantique.

Pour ce qui est des autres Nudibranches, nous les plaçons sous le nom de Dermatobranches ou Dendrohépatiques dans le voisinage des Holohépatiques, à cause de leur système nerveux également notoneuré, mais sans vouloir rien affirmer de leur place véritable dans la systématique. Il y a longtemps que A. Bergh a pressenti qu'ils étaient constitués d'éléments dissemblables et qu'une révision sérieuse des genres qui les composent s'imposait. C'est aussi l'opinion d'autres malacologistes et en particulier de H. Fischer et de Vayssière et nous ne pouvons que nous associer à leur manière de voir.

Nous donnons plus loin un tableau qui résume les idées que nous venons d'exposer relativement à la classification des Mollusques.

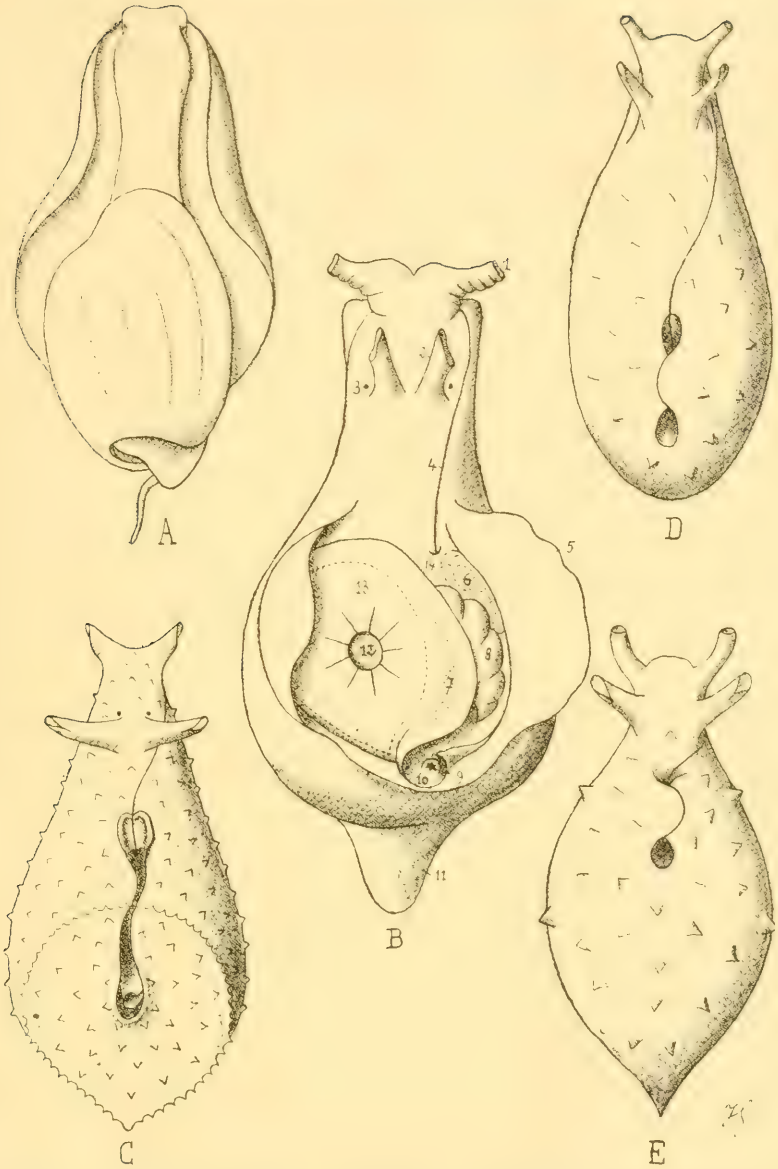
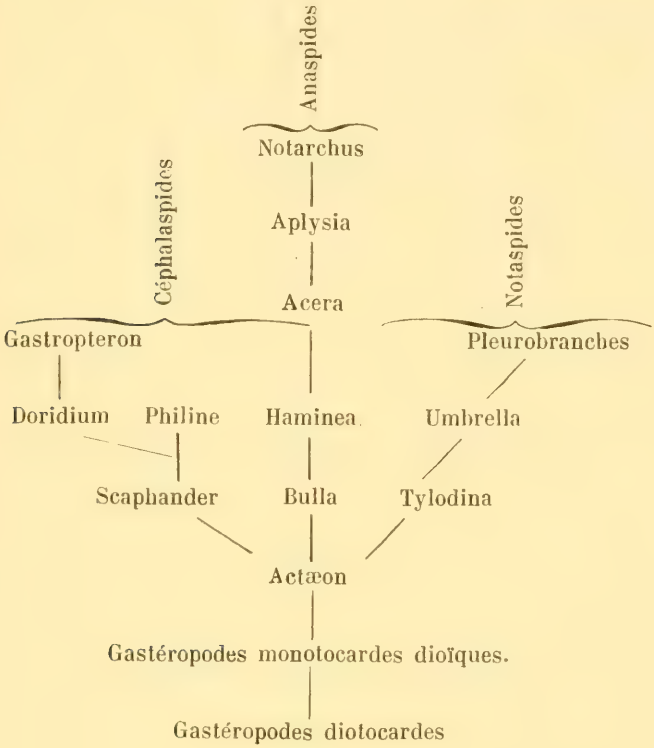



Fig. 119. — Aplysiens. A, *Acera* ; B, *Aplysia* ; 1, tentacule labial ; 2, rhinophore ; 3, œil ; 4, gouttière génitale ; 5, parapodie ; 6, glande hypobranchiale ; 7, glande palléale ; 8, branchie ; 9, anus ; 10, siphon ; 11, pied : 12, orifice du manteau laissant voir la coquille ; 13, manteau renfermant la coquille limitée par une ligne pointillée ; 14, orifice génital ; C, *Dolabella* ; D, *Aplysiella* ; E, *Notarchus*.

Quant à la phylogénie des anciens Tectibranches, nous la résumerons dans le tableau suivant :



# ESSAI DE CLASSIFICATION DES GASTÉROPODES

| | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Gastéropodes | Isopleures | Aplacophores | | | | | | | |
| | | Polyplacophores | | | | | | | |
| | Anisopleures | Diotocardes | | | | | | | |
| | | Monotocardes | Dioïques | Ténioglosses | | | | | |
| | | | | Sténoglosses | | | | | |
| | | | Hermaphrodites | Branchifères | Pleurocœles ou Télégonostomes | Diaules | Monaules | Céphalaspides | Actæonidés | Actæon |
| | | | | | | | | | Carnivores | Scaphander<br>Philine<br>Doridium<br>Gastropteron |
| | | | | | | | | Anaspides | Herbivores | Bulla<br>Haminea |
| | | | | | | | | | Aceridés | Acera |
| | | | | | | | | | Aplysidés | Aplysia |
| | | | | | | | | | Notarchidés | Notarchus |
| | | | | | Acœles ou Plésiogonostomes | Holohépatiques ou Notaspides | | | Pleurobranchidés | Berthella |
| | | | | | | | | | | Pleurobranchus<br>Oscanius |
| | | | | | | | | | | Pleurobranchæa |
| | | | | | | | | | Notobranchidés | Archidoris<br>Idalia |
| | | | | | | Dendrohépatiques ou Dermatobranches | | | (le reste des anciens Nudibranches) | |
| | | | | Pulmonés | | | | | | |

# INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

M. Adanson. Histoire naturelle du Sénégal. Coquillages, p. 3, Paris, 1757.

J. Alder et A. Hancock. Observations on the structure and developpement of Nudibranchiate Mollusca. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, XII, 1843.

A. Amandrut. La partie antérieure du tube digestif et la torsion chez les Mollusques Gastéropodes. *Ann. Sc. nat.*, Zool. (8), VII, p. 1, 1898.

P. Ascanius. *Acad. de Stock.*, 1772.

E. Baudelot. Recherches sur l'appareil générateur des Mollusques Gastéropodes. *Ann. Sc. nat.* (4), Zool., XIX, p. 135, 1863.

P. J. Van Beneden. Recherches sur le développement des Aplysies. *Ann. Sc. Nat.* (2), XV, 1841.

Ed. Van Beneden. Rapport sur un travail de Pelseneer intitulé : « Recherches sur divers Opisthobranches ». *Bull. Acad. R. Belg.* (3), XXVI, p. 711, 1893.

R. Bergh. Die Gattung *Gasteropteron*. *Zool. Jahrbb.* (Spengel), Abth. f. Anat., VII, p. 281, 1893.

R. Bergh. Die Gruppe der Doridiidae. *Mittheil. Zool. Station Neapel*, XI, p. 107, 1895.

R. Bergh. Opisthobranchiaten (von den Molukken und Borneo). *Abhdlgn. Senckenb. Naturf. Ges. Frankf.*, XXIV, p. 97 et 128, 1897.

R. Bergh. Die Pleurobranchiden. Malacolog. Untersuch. Semper's *Reise im Archipel d. Philippinen Wiss. Result.*, VII, Wiesbaden, 1897.

R. Bergh. Die Opisthobranchier der Sammlung Plate. *Zool. Jahrbb.* Suppl. IV. (*Fauna Chilens.*), p. 481, 1898.

R. Bergh. Ergebnisse einer Reise nach dem Pacific (Schauinsland 1896-97). Die Opisthobranchier. *Zool. Jahrbb.* Abth. f. Syst., XIII. p. 207, 1900.

F. Bernard. Recherches sur les organes palléaux des Gastéropodes Prosobranches. *Ann. Sc. nat.* Zool., (7), IX, p. 250, 1890.

W. Biedermann. Ueber den Ursprung und die Endigungsweise der Nerven in den Ganglien wirbelloser Thiere. *Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss.*, XXV, 1891.

De Blainville. Article Hyale. *Dictionnaire des Sciences naturelles*, XXII, p. 65, 1821.

De Blainville. Lièvre marin. *Dict. Sc. Nat.*, XXVI, 1823.

De Blainville. Article Mollusques. *Dict. Sc. nat.* XXXII, p. 271, 1824.

De Blainville. Manuel de malacologie et de conchyliologie. Paris, 1825.

F. Blochmann. Beiträge zur Kenntniss der Entwicklung der Gastropoden. (*Aplysia limacina*). *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, XXXVIII, p. 392, 1883.

F. Blochmann. Die im Golfe von Neapel vorkommenden Aplysien. *Mittheil. Zool. Station Neapel*, V, p. 28, 1884.

J. E. V. Boas. *Spolia atlantica*. Bidrag til Pteropodernes (avec un résumé en français). *Mém. Acad. Roy. Copenhague*, (6), IV, 1886.

Bohadsch. De quibusdam animalibus marinis eorumque proprietadibus. Dresdae, 1761.

F. Boll. Beiträge zur vergl. Histologie des Molluskentypus. *Arch. mikr. Anat.*, VI, suppl., 1869.

Ign. de Born. Testacea musei caesar., Vindebonensis..., Vindebonae, p. 196, 1780.

F. Bottazzi. Ricerche fisiologiche sul sistema nervoso viscerale dell'Aplisie e di alcuni Cefalopodi. *Riv. di Sc. biol.*, I, p. 837, 1899.

A. G. Bourne. On the supposed communication of the vascular system with the exterior in *Pleurobranchus*. *Quart. journ. micr. Sc.* (2), XXV, p. 429, 1885.

L. Boutan. La cause principale de l'asymétrie des Mollusques Gastéropodes. *Arch. de Zool. expérim.*, (3), VII, p. 203, 1899.

E. L. Bouvier. Système nerveux, morphologie générale et classification des Gastéropodes prosobranches. *Th. de Paris*, 1887.

E. L. Bouvier. Recherches anatomiques sur les Gastéropodes provenant des campagnes du Yacht « Hirondelle ». *Bull. Soc. Zool. de France*, XVI, p. 56, 1891.

E. L. Bouvier. Sur la distorsion des Gastéropodes hermaphrodites. *Soc. Philom. Paris*, p. 2, 14 janv. 1893.

E. L. Bouvier. Sur l'organisation des Actéons. *C. R. Soc. Biol. Paris* (9), V, p. 25, 1893.

E. L. Bouvier. Observations sur les Gastéropodes Opistho-

branches de la famille des Actéonidés. *Bull. Soc. Philom. Paris* (8), V, p. 64, 1893.

E. L. Bouvier. Observations nouvelles sur les affinités des divers groupes de Gastéropodes. *C. R. Acad. Sc. Paris*, CXVI, p. 68, 1893.

M. F. Bradshaw. *Haminea virescens. Nautilus*, VIII, p. 100, 1895.

J. G. Bruguière. *Encyclopédie méthodique*. Dict. des Vers, I, p. 368, Paris, 1789.

E. Brumpt. Quelques faits relatifs à l'histoire du *Phascolion Strombi* (Montagu). *Arch. Zool. exper.*, p. 483, 1897.

O. Bütschli. Bemerkungen über die wahrscheinliche Herleitung der Asymetrie der Gastropoden, spec. der Asymetrie im Nervensystem der Prosobranchiaten. *Morph. Jahrb.*, (5) XII, p. 202, 1887.

F. Cantraine. Malacologie méditerranéenne et littorale. *Mém. de l'Acad. de Bruxelles*, XIII, 1840.

D. Carazzi. L'embriologia dell' *Aplysia limacina* L. fino alla formazione delle strisce mesodermiche. Le prime fasi dello sviluppo del *Pneumodermon mediterraneum* Van Ben. *Anat. Anz.*, XVII, p. 77, 23 janv. 1900.

D. Carazzi. L'embriologia dell' *Aplysia limacina* L., *Anat. Anz.*, XVII, n° 4 et 5, 1900.

D. Carazzi. Sull' embriologia dell' *Aplysia limacina* L. *Monit. Zool. Ital.*, XI, p. 124, 1900.

D. Carazzi. Georgevitch und die Embryologie von *Aplysia*. *Anat. Anz.* XVIII, p. 382, 1900.

D. Carazzi. Riposta alla Replica del Dott. Mazzarelli. *Monit. Zool. Ital.*, XI, p. 245, 1900.

S. delle Chiaje. Descrizione degli animali invretebrati della Sicilie citeriore. — *Memorie sulla storia e anotomia degli animali senza vertebre del Regno di Napoli* I, 2° mém., p. 53, Napoli, 1823 et *Memoria letta nella sessione accademia* de 3 giugno, p. 7, 1823.

W. Clarck. Mémoire sur les Bullidés. *The Annals and Magazine of Natural History*, (2), VI, p. 98, 1850.

C. F. W. Mc. Clure. The finer structure of the nerve cells of Invertebrates, I, Gastropoda. *Zool. Jahrb.* Anat, XI, p. 13, 1898.

E. G. Conklin. Note on the embryology of *Crepidula fornicata* and of *Urosalpinx cinerea. Johns Hopk. Univ. Circ.*, X, n° 88, 1891.

E. G. Conklin. The cleavage of the ovum in *Crepidula fornicata*. *Zool. Anz.*, XV, p. 185, 1892.

E. G. Conklin. The Embryology of *Crepidula*. A. Contribution to the Cell Lineage and early Development of some Marine Gastropods. *Journ. of Morphol.*, XIII, p. 1, 1897.

H. E. Crampton. Revelsal of Cleavage in a Sinistral Gastropod (*Physa heterostropha*). *Ann. N. York Acad. Sc.*, VIII, p. 167, 1894.

G. Cuvier. Note sur le *Bulla aperta*. *Bull. des Sciences*, vendémiaire an VIII, 1800.

G. Cuvier. Mémoire sur le genre *Laplysia*. *Ann. Mus. Hist. Nat. Paris*, II, 1803.

G. Cuvier. Mémoire sur les Acères ou Gastéropodes sans tentacules apparents. *Ann. Mus. Hist. nat. de Paris*, XVI, 1810, et *Mémoires pour servir à l'histoire et à l'anatomie des Mollusques*, Paris, 1817.

G. Cuvier. Sur le genre *Aplysia*, vulgairement nommé *Lièvre marin;* sur son anatomie et sur quelques-unes de ses espèces. *Mém. pour servir à l'hist. et à l'anat. des Mollusques*, Paris, 1817.

G. Cuvier. Le règne animal distribué d'après son organisation pour servir de base à l'histoire naturelle des animaux et d'introduction à l'anatomie comparée (éd. II). III, p. 62, Paris, 1830 et éd. III, Paris 1836.

W. H. Dall. Description of a new species of *Doridium (Adellae)* from Puget Sound. *Nautilus*, VIII, p. 73, 1894.

Draparnaud. *Bull. de la Soc. des Sciences et Belles Lettres de Montpellier*, n° 6, et *Bull. des Sciences*, prairial an VIII, Paris, 1800.

E. Eliot. Notes on Tectibranches and Naker Mollusks from Samoa. *Proc. Acad. Nat. Sc. Philad.*, III, p. 512, 1899.

P. Ehrlich. Ueber die Methylenblaureaction der lebenden Nervensubstanz. *Deutsch. med. Wochenschr.*, 1886.

R. von Erlanger. Bemerkungen zur Embryologie der Gasteropoden. I. Ueber die sogenannten Urnieren der Gasteropoden. *Biol. Centrabbl.*, XIII, p. 7, 1893.

R. d'Erlanger. Etudes sur le développement des Gastéropodes pulmonés faites au laboratoire de Heidelberg. *Arch. de Biol.* Gand, XIV, p. 127, 1895.

Fabius-Columna. Lyncei Purpura. Hoc est de Purpuro ab animali testaceo fusa, de hoc ipso, p. 30. Romae, 1616.

H. Fischer. Recherches anatomiques sur un Mollusque Nudibranche appartenant au genre *Corambe*. *Bull. scient. de France et Belgique*, XXIII, p. 358, 1891.

H. Fischer. Recherches sur la morphologie du foie des Gastéropodes. *Bull. scient. France et Belgique*, XXIV, 1892.

P. Fischer. Manuel de Conchyliologie ou Hist. nat. des Mollusques vivants et fossiles. Paris, 1887 (fasc. Tectibranches, 20 déc. 1883).

P. Fischer. Observations sur la synonymie et l'habitat du *Gas-*

*tropteron rubrum Raf. Jour. de Conchyliol.* (3), XXX, p. 349, 1890.

P. Fischer et E. L. Bouvier. Sur l'enroulement des Gastéropodes univalves. *Journ. de Conchyl.* (3), XXXII, p. 234, 1892.

P. Fischer et E. L. Bouvier. Note sur l'enroulement de la coquille des embryons de Gastéropodes. *Journ. de Conchyl.*, (3), XXXII, p. 309, 1892.

P. Fischer et E. L. Bouvier. Recherches et considérations sur l'asymétrie des Mollusques univalves. *Journ. de Conchyl.*, (3), XXXII, p. 117, 1892.

W. Flemming. Die Haaretragende Sinneszellen in der Oberhaut der Mollusken. *Arch. f. mikr. Anat.*, V, p. 425, 1869.

W. Flemming. Untersuchungen über Sinnesepithelien der Mollusken. *Arch. f. mikr. Anat.* VI, p. 439, 1870.

W. Flemming. Ueber Organe vom Bau der Geschmacksknospen an den Tastern verschiedener Mollusken. *Arch. f. mikr. Anat.*, XXIII, 1884.

H. Fol. Sur le développement des Ptéropodes. *Arch. Zool. expér.*, IV, 1875.

J. Frenzel. Mikrographie der Mitteldarmdrüse (Leber) der Mollusken. 2 Th. : Specielle Morphologie des Drüsenepithels der Lamellibranchiaten, Prosobranchiaten und Opisthobranchiaten. *Nova Acta Acad. Cæs. Leop.-Carol.*, LX, p. 317, Halli, 1894.

P. Garnault. Recherches anatomiques et histologiques sur le *Cyclostoma elegans. Th. de Paris*, 1887.

W. Garstang. List of Opisthobranchiate Mollusca of Plymouth. *Journ. Mar. Biol. Assoc.*, I, p. 399, 1890.

W. Garstang. On the Gastropod *Colpodaspis pusilla* Mich. Sars. *Proc. Zool. Soc. London*, IV, p. 664, 1894.

W. Garstang. The Morphology of the Mollusca. *Science Progress.* London, p. 38, 1896.

P. M. Georgevitch. Zur Entwickelungsgeschichte von *Aplysia depilans* L. *Anat. Anz.*, XVIII, p. 145, 30 aug. 1900.

J. Gilchrist. On the function and correlation of the pallial Organs of Opisthobranchia. *Rep. LXIII. Meet. Brit. Assoc. Adv. Sc.*, p. 540, 1894.

J. Gilchrist. Beiträge zur Kenntniss der Anordnung, Correlation und Function der Mantelorgane der Tectibranchiata. *Jena. Zeitschr. f. Nat.*, XXVIII, p. 408, 1894.

J. Gilchrist. On the Torsion of the Molluscan Body. *Proc. Roy. Sc. Edinbgh*, XX, p. 357, 1895.

J. Gilchrist. Notes on the Minute Structure of the Nervous

System of Molluska. *Journ. Linn. Soc. London*, Zool., XXVI, p. 179, 1897.

G. Gioeni. Descrizione di una nuova famiglia et di un nuovo genere di Testacei. Napoli, 1783.

J. F. Gmelin. Systema naturae de Linné, ed. XIII, Leipzig, 1788.

K. Grobben. Zur Kenntniss der Morphologie, der Verwandtschafsverhältnisse und des Systems der Mollusken. *Sitzungsb. Kais. Akad. Wiss. Wien*, p. 61, 1894.

K. Grobben. Einige Betrachtungen über die phylogenetische Entstehung der Drehung und der asymmetrischen Aufrollung der Gastropoden. *Arb. Zool. Inst. Wien*, XII, p. 25, 1899.

J. Guiart. Contribution à la phylogénie des Gastéropodes et en particulier des Opisthobranches, d'après les dispositions du système nerveux. *Bull. Soc. Zool. France*, XXIV, p. 56, 1899.

J. Guiart. Les origines du système nerveux dans les Gastéropodes. *Bull. Soc. Zool. France*, XXIV, p. 192, 1899.

J. Guiart. Nouvelle classification des Opisthobranches. *C. R. Soc. de Biologie de Paris*, LII, p. 425, 5 mai 1900.

J. Guiart. Les centres nerveux viscéraux de l'Aplysie. *C. R. Soc. biol. Paris.*, p. 426, 5 mai 1900.

J. Guiart. Les Mollusques Tectibranches. *Causeries scientifiques de la Soc. Zool. de France*, I, 8 mai 1900.

B. Haller. Ueber die sogennante Leydig'sche Punksubstanz in Centralnervensystem. *Morphol. Jahrbuch*, XII, 1886.

Hancock. On the olfactory apparatus in the Bullidae. *Annals and Magazine of Natural History* (2), XI, p. 188, 1852.

E. Hecht. Contribution à l'étude des Nudibranches. *Mem. Soc. Zool. de France*, VIII, p. 1, 1895.

R. Heymons. Zur Enwicklungsgeschichte von *Umbrella mediterranea* Lam. *Zeitschr. f. wiss. Zool.* LVI, p. 245, 1892.

J. Hickson. Torsion in Mollusca. *Journ. of Conchol.*, IX, p. 9, 1898.

G. Humphrey. Account of the gizzard of the shell called by Linnæus *Bulla lignaria. Transact. Soc. London*, II, 1794.

H. von Ihering. Vergleichende Anatomie des Nervensystems und Phylogenie der Mollusken. Leipzig, 1877.

H. von Ihering. Sur les relations naturelles des Cochlides et des Ichnopodes. *Bull. scient. France et Belgique*, XXIII, p. 148, 1890.

J. Jeffreys. British Conchology : marine shells, IV, 1877.

W. Keferstein und E. Ehlers. Beobachtungen über die Ent-

wicklung von *Eolis peregrina*. *Zoologische Beiträge*, Leipzig, 1861.

N. Kleinenberg. Sullo sviluppo del sistema nervoso periferico nei Molluschi. *Monit. Zool. Ital.*, V, p. 75, 1894.

Knipowitsch. Zur Entwickelungsgeschichte von *Clione limacina*. *Biol. Centralbl.*, XI, p. 300, 1891.

A. Köhler. Beiträge zur Anatomie der Gattung *Siphonaria*. *Zool. Jahrbüch.*, Abth. f. Anat., VII, Giessen, 1894 (contient d'importantes recherches sur les organes palléaux de quelques Tectibranches).

A. Krohn. Ueber die Schale und die Larven des *Gasteropteron Meckelii*. *Archiv für Naturgeschichte*, 26e année, I, p. 64, 1860.

H. de Lacaze-Duthiers. Histoire anatomique et physiologique du Pleurobranche orangé. *Ann. Sc. nat.* (4), XI, p. 199, 1859.

H. de Lacaze-Duthiers. Recherches anatomiques et physiologiques sur le Pleurobranche orangé (*Pleurobranchus aurantiacus*). *C. R. Acad. Sc. Paris*, XLVIII, p. 1155, 1859.

H. de Lacaze-Duthiers. Mémoire sur l'anatomie et l'embryologie des Vermets, 2e part. *Ann. Sc. nat.*, (4), XIII, p. 266, 1860.

H. de Lacaze-Duthiers. Otocystes ou capsules auditives des Mollusques Gastéropodes. *Arch. Zool. expérim.*, I, p. 97, 1872.

H. de Lacaze-Duthiers. Sur la formation des monstres doubles chez les Gastéropodes. *Arch. Zool. expérim.*, IV, p. 483, 1875.

H. de Lacaze-Duthiers. Note sur un procédé pour faire des coupes. *Arch. Zool. expér.*, VI, p. XXXVIII, 1877.

H. de Lacaze-Duthiers. Système nerveux des Gastéropodes (type Aplysie, *Aplysia depilans et A. fasciata*). *C. R. Ac. Sc. Paris*, CV, p. 978, 1887.

H. de Lacaze-Duthiers. La classification des Gastéropodes basée sur les dispositions du système nerveux. *C. R. Acad. Sc. Paris*, CVI, p. 716, 1888.

H. de Lacaze-Duthiers. Les ganglions dits palléaux et le stomatogastrique de quelques Gastéropodes. *Arch. Zool. expérim.* (3), VI, p. 331, 1898.

H. de Lacaze-Duthiers et G. Pruvôt. Sur un œil larvaire des Gastéropodes Opisthobranches. *C. R. Acad. Sc. Paris*. CV, p. 707, 1887.

J. B. de Lamarck. Système des animaux sans vertèbres, p. 63 et 90. Paris, an IX, 1801.

J. B. de Lamarck. Extrait du cours de Zoologie du Muséum

d'Histoire naturelle sur les animaux sans vertèbres, p. 114, Paris, 1812.

J. B. de Lamarck. Histoire naturelle des animaux sans vertèbres. (Ed. I), VI, 2e part., p. 27 à 36. Paris, 1819.

J. B. de Lamarck. Histoire naturelle des animaux sans vertèbres. Ed. II, revue par H. Milne-Edwards et Deshayes, Paris, 1836.

A. Lang. Versuch einer Erklärung der Asymmetrie der Gasteropoden. Zurich, 1892.

P. Langherans. Zur Entwickelung der Gastropoda Opisthobranchia. *Zeitschr. f. wiss. Zool.* XXIII, p. 171, 1873.

E. R. Lankester. Summary of zool. observ., etc. *Ann. a. Mag. nat. hist.*, (4), XI, p. 85, 1873.

E. R. Lankester. Contributions to the development history of the Mollusca. *Philos. Trans. Roy. Soc. London*, CLXV, p. 1, 1875.

R. Lankester. Zoological articles contributed to the « *Encyclopædia britannica* ». London, 1891.

Latreille. Familles naturelles du règne animal, p. 176 et 177, Paris, 1825.

F. Leydig. Untersuchungen zur Anatomie und Histologie der Thiere, 1883.

Ch. de Linné. Systema naturae. Ed. XII, 1767.

J. Mabille. Observations sur le genre *Bulla*. *Bull. Soc. Philom, Paris*, (8), VIII, p. III, 1897.

J. D. Macdonald. On the natural Classification of Gasteropoda. *Jour. Linn. Soc. London*, Zool., XV, p. 161 et 241, 1881.

L. di Manfredi. Le prime fasi dello sviluppo dell' *Aplysia*. *Atti R. Accad. Sc. fis. e mat. Napoli*, IX (app. nº 3), 1883.

G. Mazzarelli. Intorno all' anatomia dell' apparato reproduttore delle Aplysiae del Golfo di Napoli. *Zool. Anz.*, XII, p. 330, 1889.

G. Mazzarelli. Sul valore fisiologico della vescicola di Swammerdam delle Aplysiae (tasca copulatrice di Meckel). *Zool. Anz.* XIII, p. 391, 1890.

G. Mazzarelli. Ricerche sull' apparato reproduttore delle Aplysie. *Boll. Soc. Natur. Napoli*, I, IV, p. 164, 1891.

G. Mazzarelli. Ricerche sulla morfologia e fisiologia dell' apparato riproduttore nelle Aplysiae del golfo di Napoli. *Rendic. Accad. Sc. fis. e matem. Napoli*, (2), IV, 1891.

G. Mazzarelli. Intorno all' apparato riproduttore di alcuni Tec-

tibranchi (*Pleurobranchœa*, *Oscanius*, *Acera*). *Zool. Anz.*, XIV, p. 233 et 237, 1891.

G. Mazzarelli. Ricerche sulla morfologia delle Oxynoidae. *Soc. Ital. delle Sc.*, (3ª), IX, Napoli, 1892.

G. Mazzarelli. Intorno al preteso occhio anale delle larve degli Opistobranchi. *Atti R. Accad. Linc.* (5). Rendic., I, p. 103, 1892.

G. Mazzarelli. Monografia delle Aplysiadae del golfo di Napoli. *Soc. Ital. delle Sc.*, (3ª), IX, p. 1, 1893 (renferme de nombreuses indications anatomiques relatives aux autres Tectibranches).

G. Mazzarelli. Ricerche sulle Peltidae del golfo di Napoli. *Rendic Accad. Sc. fis. mat. Napoli* (2), VII, p. 122, 1893.

G. Mazzarelli. Sur le prétendu œil anal des larves des Opisthobranches. *Arch. italien. Biolog.*, XVIII, p. 373, 1893.

G. Mazzarelli. Intorno al rene dei Tectibranchi. *Monit. Zool. Ital.*, V, p. 174, 1894.

G. Mazzarelli. Ricerche intorno al cosi detto « Apparato olfattorio » delle Bulle. *Ric. Labor. Anat. norm. Roma*, IV, p. 245, 1895.

G. Mazzarelli. Intorno al rene seccondario delle larve degli Opistobranchi. *Monit. Zool. Ital.*, VII, p. 86 et *Bull. Soc. nat. Napoli*, IX, p. 109, 1896.

G. Mazzarelli. Contributo alla conoscenza delle Tylonidae, nuova famiglia del gruppo dei Molluschi Tectibranchi. *Zool. Jahrbb.* f. Syst., X, p. 596, 1897.

G. Mazzarelli. Bemerkungen über die Analniere der freilebenden Larven der Opisthobranchier. *Biol. Centralbl.*, XVIII, p. 767, 1898.

G. Mazzarelli. Note sulla Morfologia di Gasteropedi Tectibranchi. *Biol. Centralbl.*, XIX, p. 497 et 615, 1899.

G. Mazzarelli. Note sulla Morfologia dei Gasteropodi Tectibranchi. *Biol. Centralbl.*, XX, p. 110, 1900.

G. Mazzarelli. A proposito dell'Embriologia dell'*Aplysia limacina* L. *Zool. Anz.*, XXIII, p. 185, 1900.

G. Mazzarelli. Ancora sullo sviluppo dell' *Aplysia limacina* L. *Monit. Zool. Ital.*, XI, p. 224, 1900.

Meckel. Ueber den Geschlechtsapparat einiger hermaphrodischer Thiere. *Müller's Archiv.*, 1844.

A. Meyer und K. Möbius. Fauna der Kieler Bucht : Die Hinter-

kiemer oder Opistobranchiata der Kieler Bucht. I, p. 77, Leipzig, 1865.

H. Milne-Edwards. Eléments de Zoologie, ed. II, p. 813. Paris, 1840.

A. Moquin-Tandon. Mémoire sur l'organe de l'odorat chez les Gastéropodes terrestres et fluviatiles. *Ann. Sc. nat.*. Zool. (3), XV. p. 151, 1851.

A. Moquin-Tandon. Nouvelles observations sur les tentacules des Gastéropodes terrestres et fluviatiles bitentaculés. *Journ. de Conchyl.*, II, p. 7, 1851.

A. Moquin-Tandon. De l'organe de l'odorat chez les Gastéropodes terrestres à tentacules oculés. *Journ. de Conchyl.*, II, p. 151, 1851.

A. Moquin-Tandon. Histoire naturelle des Mollusques terrestres et fluviatiles de France, I, p. 117, 1854.

A. Moquin-Tandon. Observations sur les Prostates des Gastéropodes androgynes. *Journ. de Conchyl.* (3), I, p. 1, 1861.

G. Moquin-Tandon. Recherches anatomiques sur l'Ombrelle de la Méditerranée. *Th. de Paris*, 1870.

O. Fr. Muller. Zoologia Danica, seu animalium Daniae et Norvegiae rarior, ac minus notor. descriptiones et historia, Hafniae et Lipsiae, 1788-1806.

B. de Nabias. Structure du système nerveux des Gastéropodes *C. R. et Mém. Soc. Biol. Paris*, (9). V. Mém. p. 155, 1894.

B. de Nabias. Recherches histologiques et organologiques sur les centres nerveux des Gastéropodes (Pulmonés), *Actes Soc. Linn. Bordeaux*, (5), VII, p. 11 et *Th. de Paris*, 1894.

B. de Nabias. Recherches sur le système nerveux des Gastéropodes aquatiques ; cerveau des Limnées. *Trav. Lab. Soc. scient. et St. zool. Arcachon*, 1899.

F. Nansen. The structure and combination of the histological Elements of the Central Nervous Systems. *Bergens Museum Aaroberetning for* 1886, Bergen 1887.

F. Nansen. Die Nervenelemente, ihre Struktur und Verbindung im Centralnervensystem. *Anat. Anzeiger*, 1887.

A. v. Nordmann. Essai d'une monographie du *Tergipes Edwarsii*. *Ann. Sc. nat.*, Zool., (3), V, 1846.

Owsjannikoff. Histologische Studien über das Nervensystem der Mollusken. *Bull. de l'Acad. imper. St-Petersburg*. XV, p. 523, 1871.

P. Pelseneer. Recherches sur le système nerveux des Ptéropodes. *Arch. de Biologie*, Gand, VII, p. 93, 1886.

P. Pelseneer. Report on the Pteropoda, collected by H. M. S. Challenger during the years 1873-1876. I. The Gymnosomata. *Rep. scient. Results Challenger*, Zool., XIX, 1887 ; II, Thecosomata. *Ibid.* XXIII, 1888.

P. Pelseneer. Sur la classification des Gastropodes d'après le système nerveux. *Bull. scient. France et Belgique*, (3), I, p. 293, *Proc. verb. Soc. Malacol. Belg.*, p. XLVIII-LI ; et *Bull. Soc. Zool. France*, XIII, p. 113, 1888.

P. Pelseneer. La rudimentation de l'œil chez les Gastéropodes. *Ann. Soc. R. Malacol. Belg.*, XXIII, Bull. d. séances, p. LXXIV, 1889.

P. Pelseneer. L'innervation de l'osphradium des Mollusques. *C. R. Ac. des sc. Paris*, CIX, p. 534, 1889.

P. Pelseneer. Sur la dextrorsité de certains Gastropodes dits « sénestres » (*Lanistes*, *Paraclis*, *Limacina*, larves des *Cymbuliidae*). *C. R. Acad. sc. Paris*, CXII, p. 1015, 1890.

P. Pelseneer. La classification générale des Mollusques. *Bull. scient. de France et Belgique*, XXIV, p. 3, 1892.

P. Pelseneer. A propos de l'asymétrie des Mollusques univalves. *Journ. de Conchyl.*, (3), XXXII, p. 229, 1892.

P. Pelseneer. Sur le genre *Actæon*. *P. R. Malacol. Belg.*, XXVIII, p. VII, 1893.

P. Pelseneer. Sur la fonction de l'osphradium des Mollusques. *Proc. verb. Soc. R. Malacol. Belg.*, XII, p. LXVI, 1893.

P. Pelseneer. La cavité coquillière des Philinidae. *C. R. Acad. sc. Paris*, CXVII, p. 810, 1893.

P. Pelseneer. Recherches sur divers Opisthobranches. *Mém. cour. Acad. sc. Belgique*, LIII, p. 111, 1894.

P. Pelseneer. L'hermaphroditisme chez les Mollusques. *Arch. de Biol.* Gand, XIV, p. 33, 1895.

P. Pelseneer. Prosobranches aériens et Pulmonés branchifères. *Arch. de Biol.*, Gand, XIV, p. 351, 1895.

P. Pelseneer. Mollusques, in : R. Blanchard, *Traité de Zoologie*, Paris, 1897.

P. Pelseneer. Recherches morphologiques et phylogénétiques sur les Mollusques archaïques. *Mém. cour. Acad. r. des sc. de Belgique*, LVII, 1899.

R. Perrier. Recherches sur l'anatomie et l'histologie du rein des Gastéropodes Prosobranches. *Ann. Sc. nat.* Zool. (7), VIII, p. 1, 1890.

R. A. Philippi. Enumeratio Molluscorum Siciliae, cum viventium tum in tellure tertiaria fossilium, quae in itinere suo observavit, p. 93, Berolini, 1836.

R. A. Philippi. Fauna Molluscorum, etc. Halis Saxonum, 1844.

R. A. Philippi. Handbuch der Conchyliologie und Malacozoologie (herausgeg. von Giebel). Halle, 1853.

H. A. Pilsbry. On the Status of the names *Aplysia* and *Tethys*. *Proc. Acad. Nat. Sc. Philad.*, p. 347, 1895.

Janus Plancus (Giovanni Bianchi). Sur des coquilles peu connues, 1739.

L. Plate. Bemerkungen über die Phylogenie und die Entstehung der Asymetrie der Mollusken. *Zool. Jahrbb.*, Abth. f. Anat., IX, p. 162, 1896.

S. Rang. Histoire naturelle des Aplysiens, Paris, 1828.

Rang et Souleyet. Histoire naturelle des Mollusques Ptéropodes. Paris, 1852.

B. Rawitz. Die Fussdrüse von *Gasteropteron Meckelii* Kosse. *Internat., Monatsschr. f. Anat. u. Phys.*, XV, p. 199, 1898.

A. J. Retzius. Diss. sistems nova Testaceorum genera, 1788.

G. Retzius. Das sensible Nervensystem der Mollusken. *Dessen Biol. Untersuch. N. F.* VI, p. 11, 1892.

F. Rho. Studii sullo sviluppo della *Cromodoris elegans*. *Atti R. Accad. d. sc. Fisische, Mat.*, (2), I, Napoli, 1888.

E. Robert. Sur l'appareil reproducteur des Aplysies. *C. R. Acad. Sc. Paris*, CIX, p. 916, 1889.

E. Robert. Observations sur la reproduction des Aplysies. *Bull. scient. de France et Belgique*, XXII, p. 449, 1890.

O. Sars. Mollusca regionis articae Norvegiae, 1878.

P. Schiemenz. Die Entwicklung der Genitalorgane bei den Gasteropoden. *Biolog. Centralbl.*, VII, p. 748, 188 ?,

H. Schmidt. Die Sinneszellen der Mundhöhle von *Helix*. *Anat. Anz.*, XVI, p. 577, 1899.

H. Schultze. Die fibrilläre Structur der Nervenelemente der Wirbellosen. *Arch. f. mikr. Anat.*, XVI, 1879.

A. F. Schweigger. Handbuch der Naturgeschichte der skelettlosen ungegliederten Thiere, p. 744, Leipzig, 1820.

H. Simroth. Ueber die mögliche oder wahrscheinliche Herleitung der Asymmetrie der Gastropoden. *Biol. Centralbl.*, XVIII, p. 54, 1898.

H. Simroth. Nachträgliche Bemerkung zu dem Aufsatz « über die mögliche oder wahrscheinliche Herleitung der Asymmetrie der Gastropoden » *Biol. Centralbl.*, XVIII, p. 695, 1898.

A. Solbrig. Ueber die feinere Struktur der Nervenelemente bei den Gasteropoden. *Eine v. d. medicin. Facultät der Universität München. i. J. 1870 gekrönte Preisschift.* Leipzig, 1872.

Souleyet. Voyage autour du monde de la Bonite (1836-37). Zoologie, II, p. 462, 1852.

J. W. Spengel. Die Geruchsorgane und das Nervensystem der Mollusken. Ein Beitrag zur Erkenntnis der Einheit des Molluskentypus. *Zeitschrift f. wiss. Zool.* XXXV, p. 333, 1881.

A. Stuart. Ueber d. Entwickelung einiger Opisthobranchier. *Zeitschr. f. wiss. Zool.* XV, p. 94, 1865.

A. Stuart. Sullo sviluppo dei tessuti dei Molluschi Opisthobranchiati. *Arch. Zool. Anat. e fisiol.*, III, p. 322, 1865.

J. Thiele. Ueber Sinnesorgane der Seitenlinie und das Nervensystem von Mollusken. *Zeitschr. f. wiss, Zool.*, XLIX, p. 385, 1889.

J. Thiele. Zur Phylogénie der Gastropoden. *Biol. Centralbl.*, XV, p. 220, 1895.

J. Thiele. Beiträge zur Kenntniss der Mollusken. III. Ueber Hautdrüsen und ihre Derivate. *Zeitsch. f. wiss. Zool.*, LXII, p. 632, 1897 (décrit la glande palléale d'*Actæon*).

S. Trinchese. Sur la structure du système nerveux des Mollusques Gastéropodes. *C. R. Acad. Sc. Paris*, LVII, p. 629, 1863.

S. Trinchese. I primi momenti dell' evoluzione nei Molluschi. *Atti R. Acad. dei Lincei* (3), VII, 1880.

S. Trinchese. Eolididae e famiglie affini. *Atti R. Acc. dei Lincei* (3), Mem., XI, p. 3, 1881.

J. Turner. *Pleurobranchus (Oscanius) membranaceus. Sc. Gossip.*, p. 209, 1876.

J. Vayssière. Recherches anatomiques sur les Mollusques de la famille des Bullidés. *Ann. Sc. nat.*, Zool. (6), IX, p. 1, 1880.

A. Vayssière. Note sur l'existence d'une coquille chez le *Notarchus punctatus*. *Journ. de Conchyliologie*, XXX, p. 271, 1882.

A. Vayssière. Recherches anatomiques sur les genres *Pelta* (*Runcina*) et *Tylodina*. *Ann. Sc. nat.* Zool., (6), XV, p. 1, 1883.

A. Vayssière. Recherches zoologiques et anatomiques sur les Mollusques Opisthobranches du Golfe de Marseille : I. Tectibranches. *Ann. Mus. Hist. nat. Marseille*, Zool., II, 1885.

A. Vayssière. Sur les Tectibranches du golfe de Marseille. *C. R. Acad. de Paris*, C, p. 1389, 1885.

A. Vayssière. Etude anatomique sur le *Coléophysis* (*Utriculus*) *truncatula* Brug. *Ann. Fac. Sc. Marseille*, III, p. 1, 1893.

A. Vayssière. Etude zoologique du *Weinkauffia diaphana*. *Journ. de Conch.*, (3), XXXIII, p. 90, 1893.

A. Vayssière. Monographie des Pleurobranchidés. *Ann. Sc. nat.*, (8), VIII, p. 209, 1899.

A. Vayssière. Note sur un nouveau cas de condensation embryogénique chez le *Pelta coronata*, type de Tectibranche. *Zool. Anz.*, XXIII, p. 286, 1900.

A. Vayssière. Considération sur les différences qui existent entre la faune des Opisthobranches des côtes océaniques de France et celle de nos côtes méditerranéennes. *C. R. Acad. de Paris*, CXXX, p. 926, 1900.

A. E. Verril. The Molluscan Archetype considered as a Veliger-like Form, with discussions of certain points in Molluscan Morphology. *Amer. Journ. Sc.* (Silliman), (4), II, p. 91, 1896.

W. Vignal. Structure du système nerveux des Mollusques. *C. R. Acad. Sc., Paris*, XCV, p. 249, 1881.

W. Vignal. Recherches histologiques sur les centres nerveux de quelque Invertébrés. *Arch. Zool. expérim.* (2), I, 1883.

C. Viguier. Sur la segmentation de l'œuf de la *Tethys fimbriata*. *C. R. Acad. sc. Paris*, CXXV, p. 544, 1897.

C. Viguier. Recherches sur les animaux inférieurs de la baie d'Alger. V. Contribution à l'étude du développement de la *Tethys fimbriata*. *Arch. Zool. exper.*, (3), VI, p. 37, 1898.

E. Vincent. *Actæon* (*Tornatella*) *simulatus* Sol. *Ann. Soc. R. Malacol. Belg.*, XXXII, Bull. Séanc., p. XXXV, 1899.

W. Waldeyer. Untersuchungen über den Ursprung und den

Verlauf des Axencylinders bei Wirbellosen und Wirbelthieren *Zeitschr. f. Rat. Med.*, XX, 1863.

R. B. Watson. Mollusca of H. M. S. Challenger Expédition (Pyramidellidae, Tornatellidae, Bullidae, Aplisidae). *Journ. Linn. Soc. London*, XVII, p. 112, 284, 319 et 341, 1884.

R. B. Watson. Report on the Scaphopoda and Gasteropoda collected by H. M. S. Challenger during the years 1873-76. *Rep. Scient. Res. Chall.*, Zool., XV, 1886.

E. Wilson. The Cell-Lineage of *Nereis. Journ. of Morph.*, VI, 1892.

S. P. Woodward. A manual of the Mollusca : a treatise of recent and fossil shells. Ed. II, p. 312, London, 1868.

R. Zuccardi. Intorno all' anatomia dell' apparato digerente nelle Aplysiae del Golfo di Napoli. *Boll. Soc. Nat. Napoli*. IV, 1890.

# TABLE DES MATIÈRES


Pages

Introduction . . . . . 5

Chapitre I. — Historique. . . . . 10

Chapitre II. — Synonymie . . . . . 28

PREMIÈRE PARTIE

**Biologie.**

Chapitre III. — Mœurs des Opisthobranches . . . . . 33
*Philine aperta* . . . . . 33
*Haminea navicula* et *Acera bullata* . . . . . 42
*Aplysia punctata* . . . . . 47
*Scaphander lignarius* . . . . . 48
*Doridium depictum* . . . . . 49
*Gastropteron rubrum* . . . . . 49
*Notarchus punctatus* . . . . . 51
*Oscanius membranaceus* . . . . . 51
*Pleurobranchus plumula* . . . . . 55
*Archidoris tuberculata* . . . . . 55
Résumé . . . . . 56

Chapitre IV. — Durée de vie des Tectibranches . . . . . 57
Résumé . . . . . 60

DEUXIÈME PARTIE

**Morphologie.**

Chapitre V. — Extérieur et complexus palléal. . . . . 62
Bulléens . . . . . 62
Aplysiens . . . . . 70
Pleurobranchéens . . . . . 74
Nudibranches . . . . . 75
Résumé . . . . . 76

Chapitre VI. — Tube digestif . . . . . 77
Bulléens et Aplysiens. . . . . 77
Pleurobranchéens . . . . . 86
Nudibranches . . . . . 87
Résumé . . . . . 87

Chapitre VII. — Système nerveux et organes des sens . . . . . 88
Type morphologique . . . . . 88
Système nerveux . . . . . 88
Organes des sens . . . . . 93
Morphologie comparée du système nerveux et des organes sensoriels 98
Bulléens . . . . . 98
*Actæon* . . . . . 98
*Scaphander lignarius* . . . . . 100

*Haminea navicula* . . . . . 103
*Philine aperta*. . . . . 105
*Doridium depictum* . . . . . 112
*Gastropteron rubron*. . . . . 113
Résumé . . . . . 115
Aplysiens. . . . . 116
*Acera bullata* . . . . . 116
*Aplysia punctata* . . . . . 118
*Notarchus punctatus* . . . . . 120
Résumé . . . . . 122
Pleurobranchéens . . . . . 122
Nudibranches . . . . . 126
Résumé général . . . . . 128
Chapitre VIII. — Structure des centres nerveux . . . . . 133
Cellules nerveuses. . . . . 134
Origine des nerfs . . . . . 137
Terminaisons nerveuses sensorielles . . . . . 137
Résumé . . . . . 141
Chapitre IX. — Organes reproducteurs . . . . . 142
*Actæor* . . . . . 142
*Scaphander lignarius* . . . . . 143
*Haminea navicula* . . . . . 145
*Doridium depictum* . . . . . 148
*Gastropteron rubrum* . . . . . 148
*Aplysia punctata*. . . . . 151
*Acera bullata* et *Notarchus punctatus* . . . . . 156
Pleurobranchéens . . . . . 156
Nudibranches . . . . . 158
Résumé . . . . . 158

## Troisième Partie

### Ontogénèse et phylogénèse.

Chapitre X. — Développement des Opisthobranches . . . . . 159
*Philine aperta*. . . . . 159
Aplysiens . . . . . 178
Ptéropodes . . . . . 179
Pleurobranchéens . . . . . 180
Nudibranches . . . . . 180
Résumé . . . . . 180
Chapitre XI. — Origine des Opisthobranches . . . . . 184
Asymétrie et torsion larvaires . . . . . 184
Détorsion . . . . . 188
Chapitre XII. — Essai de classification naturelle des Mollusques . . . 190
Tableau phylogénétique . . . . . 201
Tableau résumant cette classification . . . . . 202
Index bibliographique . . . . . 203
Table des matières . . . . . 219

## DEUXIÈME THÈSE

---

### PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

1° Botanique. — Étude botanique des Champignons des Teignes.

2° Géologie. — Principaux plis des terrains primaires de l'Armorique.

Vu et approuvé :

Paris, le 7 Janvier 1901.

*Le Doyen de la Faculté des Sciences.*

G. DARBOUX.

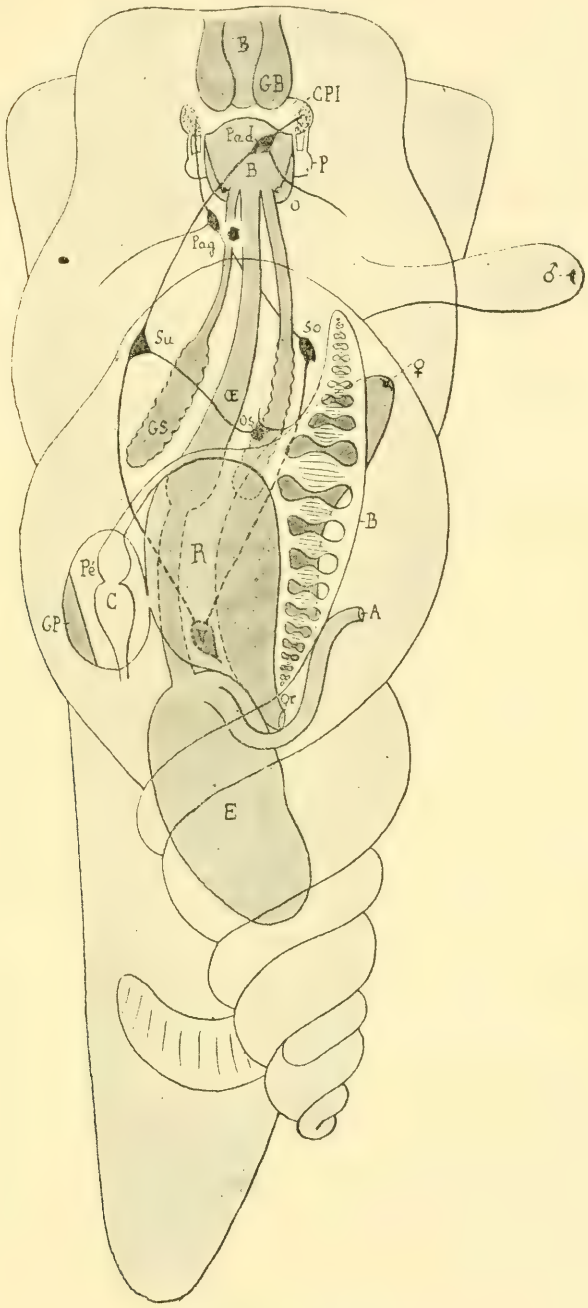
Vu et permis d'imprimer :

Le 7 Janvier 1901.

*Le Vice-Recteur de l'Académie de Paris,*

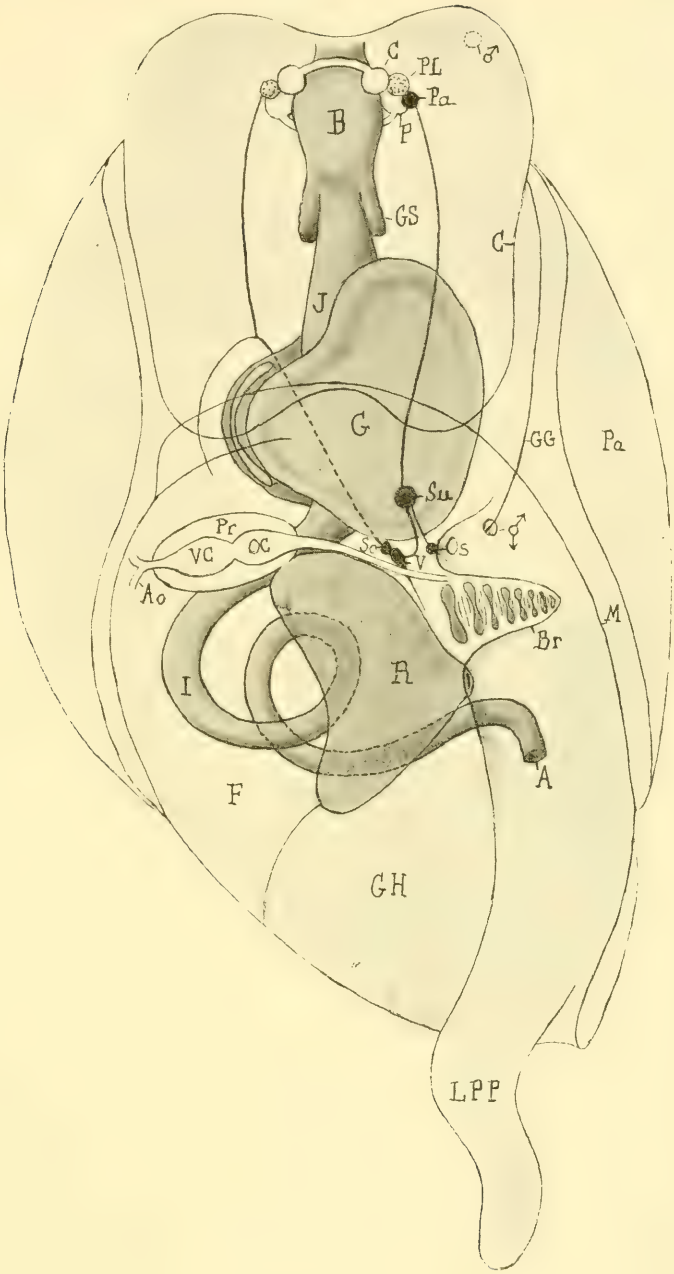
GRÉARD

---



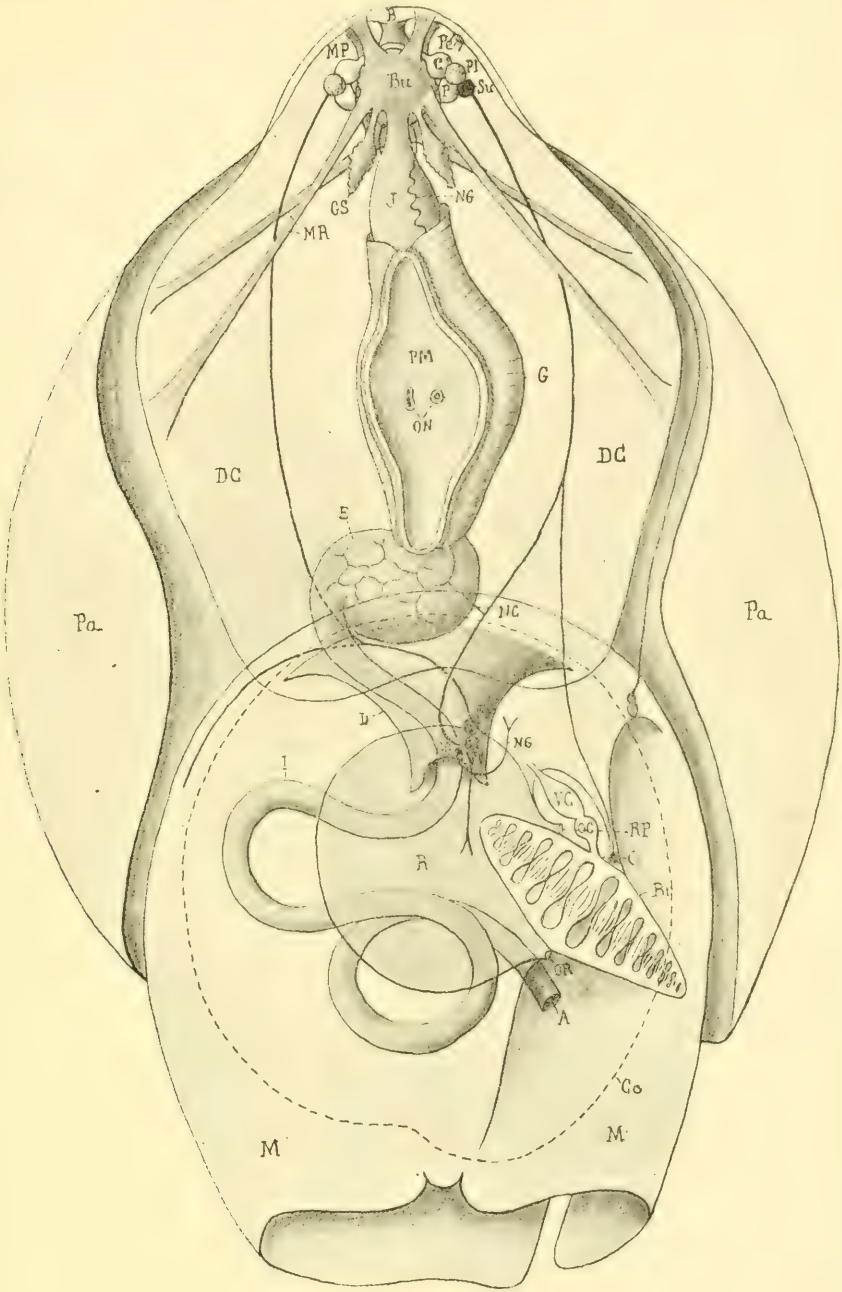

ACTÆON TORNATILIS

Les téguments sont supposés transparents : A, anus ; B, branchie ; BB, bulbe pharyngien ; C cœur ; CPl, masse ganglionnaire cérébro-pleurale ; E, estomac ; GB, glandes buccales ; GP, glande péricardique ; GS, glandes salivaires ; O, ganglions bulbo-œsophagiens ; OE, œsophage ; Or, orifice rénal ; Os, osphradion ; P, ganglion pédieux ; Pad, ganglion palléal droit ; Pag, ganglion palléal gauche ; Pé, péricarde ; R, rein ; Su, ganglion sous-intestinal ; Sa, ganglion sus-intestinal ; V, ganglion viscéral ; ♀, orifice femelle ; ♂, orifice mâle.



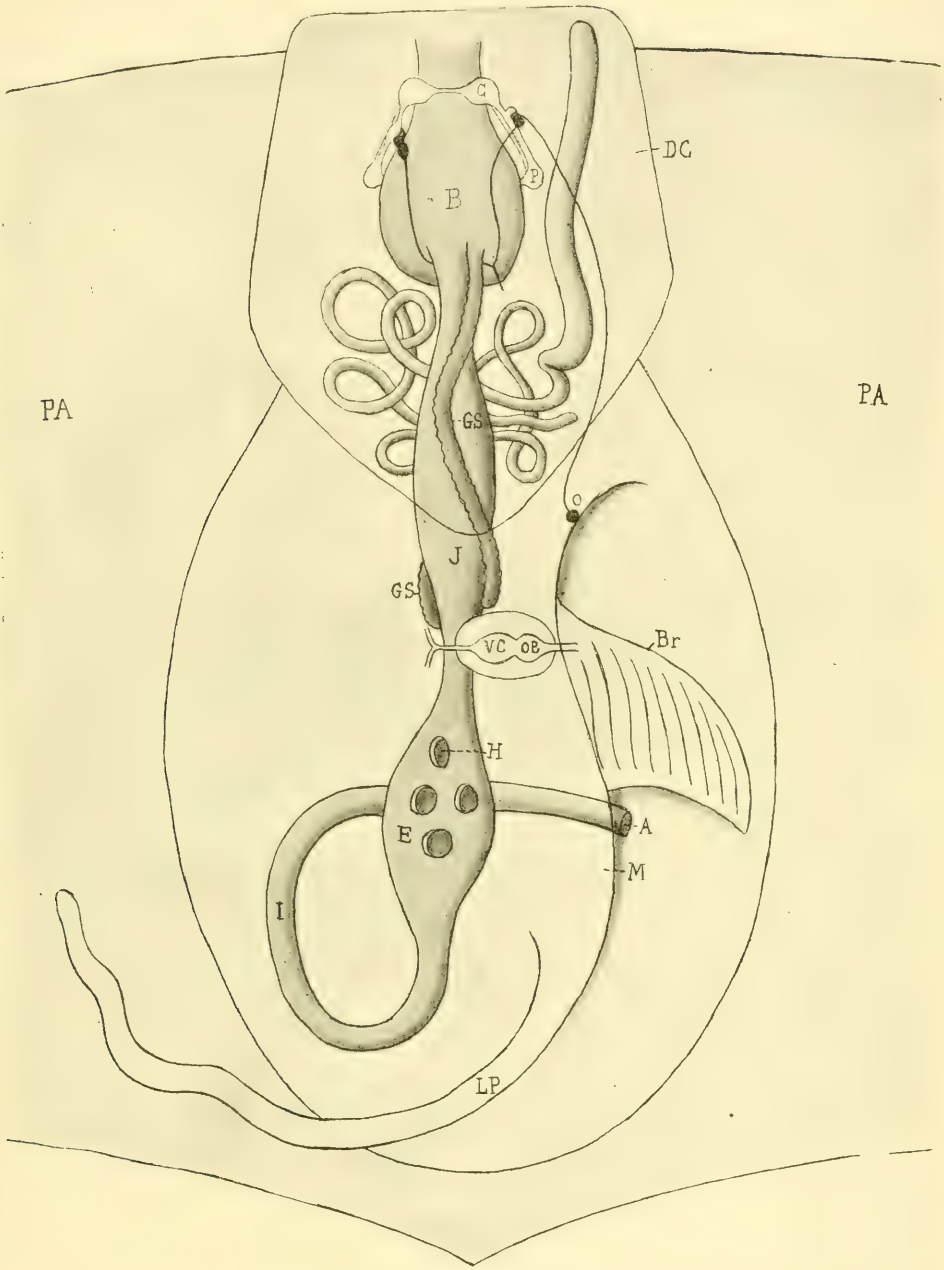

SCAPHANDER LIGNARIUS

Les téguments sont supposés transparents : A, anus ; Ao, aorte ; B, bulbe pharyngien ; Br, branchie ; C, ganglion cérébroïde, C', disque céphalique ; F, région hépatique ; G, gésier ; GG, gouttière génitale ; GH, glande hermaphrodite ; GS, glande salivaire ; I, intestin ; J, jabot ; LPP, lobe palléal postérieur ; M, manteau ; Oc, oreillette ; Os, osphradion ; P, ganglion pédieux ; Pa, ganglion palléal et parapodie ; Pl, ganglion pleural ; Pr, péricarde ; R, rein ; So, ganglion sous-intestinal ; Su, ganglion sus-intestinal ; V, ganglion viscéral ; Vc, ventricule ; ♂, orifice hermaphrodite ; ♂, orifice mâle.



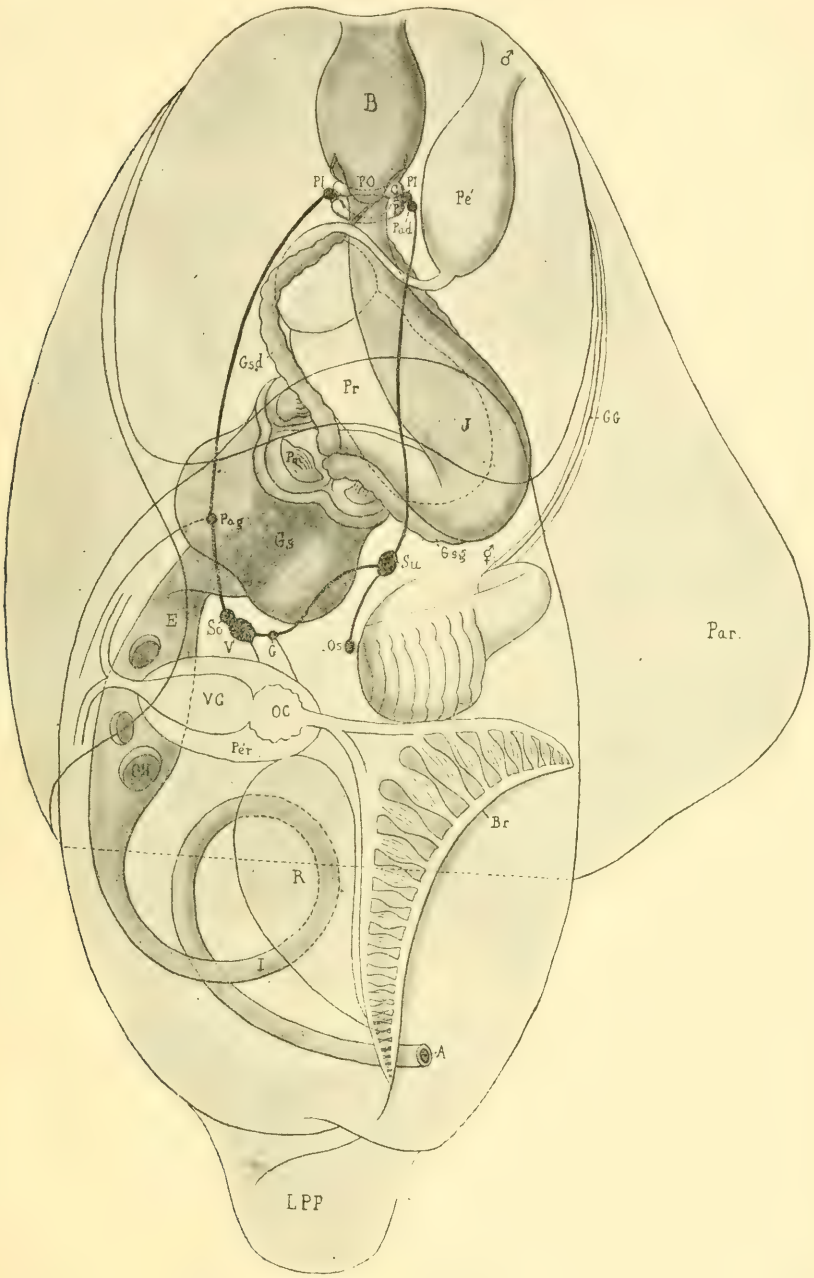

PHILINE APERTA

Les téguments sont supposés transparents : A, anus ; B, bouche ; Br, branchie ; Bu, bulbe pharyngien ; C, ganglion cérébroïde ; Co, coquille ; D, diaphragme ; DC, disque céphalique ; E, estomac ; G, gésier ; GG, ganglion génital ; GS, glande salivaire ; I, intestin ; J, jabot ; M, manteau ; MP, muscles protracteurs du bulbe ; MR, muscles rétracteurs du bulbes ; NC, nerf commissural ; NG, nerf gastrique et nerf génital ; O, osphradion ; OC, oreillette ; ON, orifices nourriciers de la plaque masticatrice ; OR, orifice rénal ; P, ganglion pédieux ; Pa, parapodie ; Pé, orifice mâle ; Pl, ganglion pleural ; PM, plaque masticatrice ; R, rein ; RP, orifice réno-péricardique ; So, ganglion sous-intestinal ; Su, ganglion sus-intestinal ; V, ganglion viscéral ; Vc, ventricule.



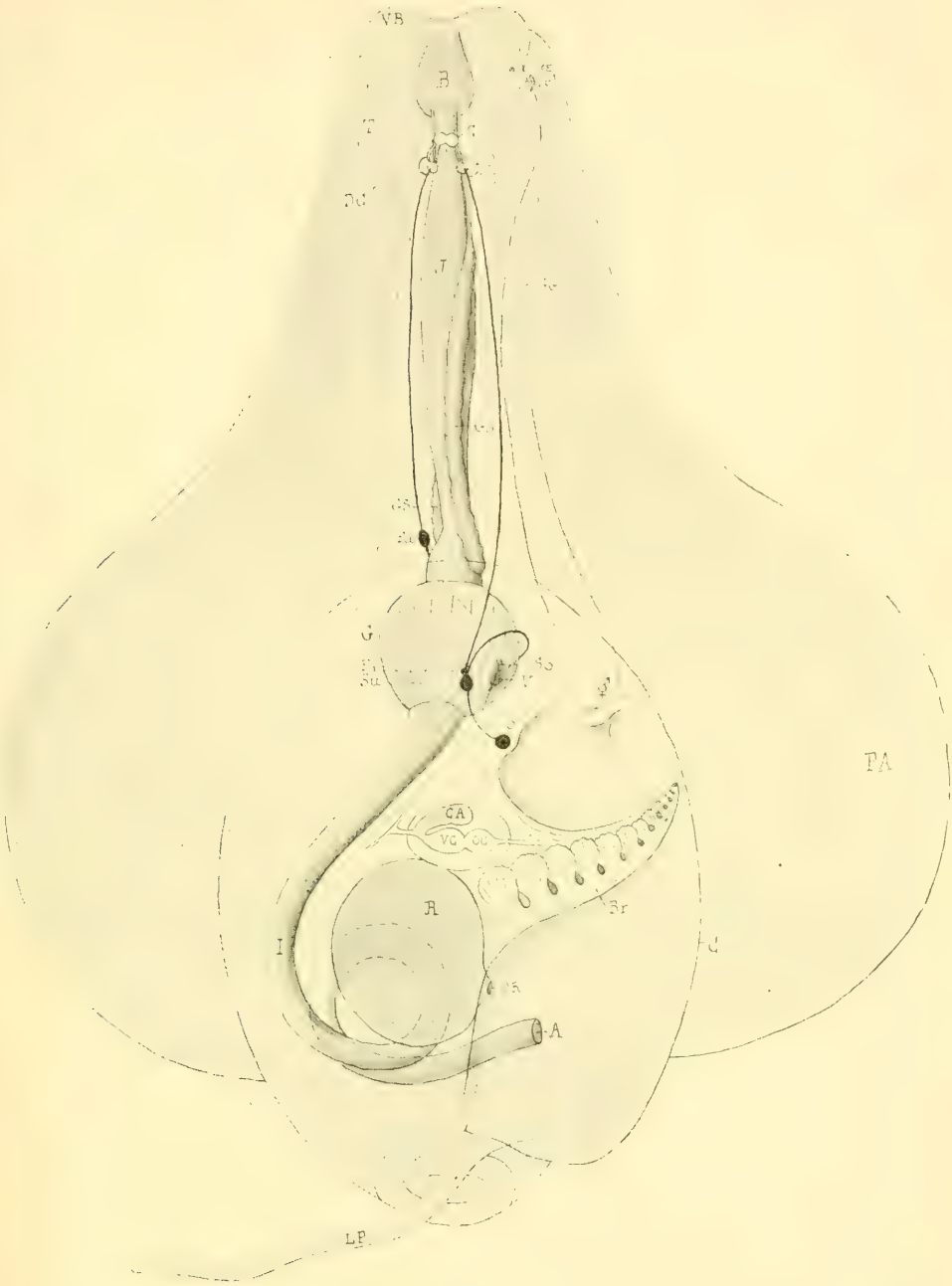

GASTROPTERON RUBRUM

Les téguments sont supposés transparents ; A, anus ; B, bulbe pharyngien ; Br, branchie ; C, ganglion cérébroïde ; DC, disque céphalique ; E, estomac ; GS, glandes salivaires ; H, orifices hépatiques ; I, intestin ; J, jabot ; LP, lobe palléal postérieur ; M, manteau ; O, osphradion ; Oc, oreillette ; P, ganglion pédieux ; PA, parapodies ; Vc, ventricule.



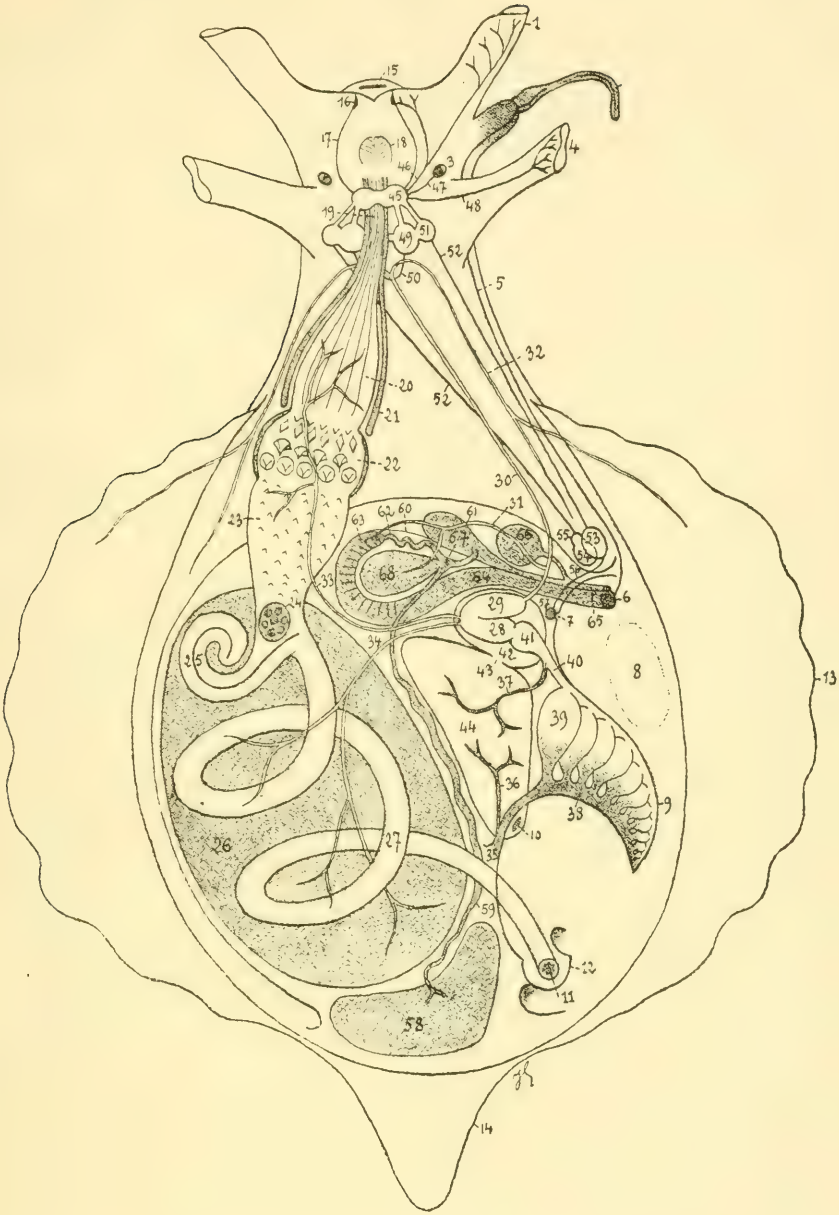

HAMINEA NAVICULA

Les téguments sont supposés transparents : A, anus; B, bulbe pharyngien; Br, branchie; C, ganglion cérébroïde; G, ganglion génital; GG, gouttière génitale; Gs, gésier; Gsd, glande salivaire droite; Gsg, glande salivaire gauche; I, intestin; J, jabot; LPP, lobe palléal postérieur; OC, oreillette du cœur; OH, orifices hépatiques; Os, osphradion; P, ganglion pédieux; Pa, extrémité antérieure des plaques masticatrices; Pad, ganglion palléal droit; Pag, ganglion palléal gauche; Par, parapodie; Pé, pénis; Pér, péricarde; Pl, ganglions pleuraux; Pr, prostate; R, rein; So, ganglion sous-intestinal; Su, ganglion sus-intestinal; V, ganglion viscéral; VC, ventricule.




ACERA BULLATA

Les téguments sont supposés transparents; A, anus; B, bulbe pharyngien; Br, branchie; C, ganglions cérébroïdes et coquille; CA, crista aortae; DC, disque céphalique; G, gésier; GG, gouttière génitale; GS, glandes salivaires; I, intestin; J, jabot; LP, lobe palléal postérieur; O, osphradion; OC, oreillette; OE, œsophage; OR, orifice rénal; P, ganglion pédieux; Pa, ganglions palléaux; PA, paropodie; Pl, ganglions pleuraux; R, rein; So, ganglion sous-intestinal; Su, ganglion sus-intestinal; T, rhinophore; V, ganglion viscéral; VB, voile buccal; VC, ventricule; ♂, orifice hermaphrodite; ♂, orifice mâle.



APLYSIA

Demi-schématique; 1, tentacule labial; 2, pénis; 3, œil; 4, rhinophore; 5, gouttière génitale; 6, orifice génital; 7, osphradion; 8, glande hypobranchiale; 9, branchie; 10, pore rénal; 11, anus; 12, siphon; 13, parapodie; 14, pied; 15, bouche; 16, mâchoire; 17, bulbe; 18, radula; 19, œsophage; 20, jabot; 21, glande salivaire; 22, gésier; 23, estomac; 24, chambre et orifices hépatiques; 25, cœcum hépatique; 26, foie; 27, intestin; 28, ventricule; 29, glande péricardique; 30, aorte céphalique; 31, artère génitale; 32, artère pédieuse; 33, artère gastrique; 34, aorte viscérale; 35, sinus viscéral; 36, veine porte rénale; 37, veine réno-auriculaire; 38, artère branchiale; 39, lamelle branchiale; 40, veine branchiale; 41, oreillette; 42, cavité péricardique; 43, orifice réno-péricardique; 44, rein; 45, ganglion cérébroïde; 46, nerf labial; 47, nerf optique; 48, nerf olfactif; 49, ganglion pédieux; 50, commissure para-pédieuse; 51, ganglion pleural; 52, commissure viscérale; 53, ganglion sus-intestinal; 54, ganglion viscéral; 55, ganglion sous-intestinal; 56, nerf osphradial; 57, ganglion osphradial; 58, glande hermaphrodite; 59, canal efférent; 60, masse génitale annexe; 61, chambre de fécondation; 62, glande contournée; 63, glande nidamentaire; 64, conduit ovo-déférent; 65, vagin; 66, vésicule de Swammerdam; 67, poche copulatrice; 68, glande de l'albumine.

3 2044 072 236 193